

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

**Ústav pro životní prostředí**

**Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí**

**Studijní obor: Ochrana životního prostředí**



**Bakalářská práce**

**Vliv kvality opadu na dekompozici**

**Impact of litter quality on decomposition**

**Zpracovatel: Jakub Vicena**

**Školitel: prof. Mgr. Ing. Jan Frouz, CSc**

srpen 2014

## **Poděkování**

Poděkování patří především panu prof. Mgr. Ing. Janu Frouzovi CSc, kterému děkuji za jeho trpělivost, vstřícnost, cenné rady a připomínky během konzultací i mimo ně. Za analýzu vzorků děkuji Ing. Haně Šimáčkové a RNDr. Zuzaně Hořické Ph.D. Díky patří také Mgr. Martinu Bartuškoví a Mgr. Alexandře Špaldoňové, kteří mi pomáhali s měřením v době nemoci. V poslední řadě chci poděkovat rodině a svým blízkým, kteří mi vždy byli oporou a hnací silou během studia.

## **Prohlášení**

Prohlašuji a svým podpisem stvrzuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechnu použitou literaturu a informační zdroje. Dále prohlašuji, že předložená bakalářská práce je totožná s verzí vloženou do Studijního informačního systému.

V Praze dne:

Podpis:

## Abstrakt

Text práce je rozdělen do dvou částí. Literární přehled se zabývá významem dekompozice pro koloběh uhlíku v půdě a zhodnocením biologických, fyzikálních a chemických faktorů, které dekompozici ovlivňují. Pochopení faktorů ovlivňujících půdní respiraci je důležité pro lepší pochopení globální bilance uhlíku. Dekompozice ovlivňuje i uvolňování živin, půdní úrodnost, a další půdní procesy a vlastnosti.

Vlastní projekt se zabývá hodnocením vlivu kvality listového opadu (konkrétně poměru C:N:P) na rychlost dekompozice. Předpokladem bylo, že nízký poměr C:N zpočátku zrychluje dekompozici, která rychleji dosáhne svého minima. Naopak při vysokém poměru C:N je rychlost dekompozice zpočátku pomalejší, minima dosáhne později a průměrná hodnota dekompozice bude vyšší než u vzorků s nízkým C:N poměrem. U opadu, který již prošel fází vyluhování, nebyly statisticky významné rozdíly v respiraci jednotlivých vzorků s rozdílným C:N prokázány.

**Klíčová slova:** C:N poměr, dekompozice, listový opad, půda, půdní organická hmota, respirace, respirometrie

## Abstract

The text of the thesis is divided into two parts. The literature overview discusses the importance of decomposition to carbon cycling in soils and evaluation of biological, physical and chemical factors that affect decomposition. To understand the factors affecting the soil respiration is essential to improve the global carbon balance. Decomposition affects also the release of nutrients, soil fertility and other soil processes and properties.

The very project aims at the impact of leaf litter quality assessment (specifically, the C: N: P ratio) on the rate of decomposition. The assumption is that the low C:N ratio initially accelerates the decomposition which quickly reaches its minimum. Conversely, at a high C: N ratio the rate of decomposition is initially slower and subsequently reaches its minimum, and the average value of decomposition will be higher than in samples with low C:N ratio. For litter which has undergone leaching phase none of the significant differences in respiration of the individual samples with different C:N were statistically proved.

**Keywords:** C:N ratio, decomposition, leaf litter, soil, soil organic matter, respiration, respirometry

# Obsah

1. Úvod.....	6
2. Literární přehled.....	7
2.1. Definice dekomposice.....	7
2.2. Význam dekomposice.....	7
2.2.1. Globální cyklus uhlíku.....	8
2.2.2. Cyklus dusíku a fosforu.....	9
2.2.3. Uhlík v půdě.....	11
2.2.4. Formy humusu.....	12
2.2.5. Organismy.....	13
2.2.6. Tvorba prostředí.....	15
2.3. Hlavní mechanismy dekomposice.....	15
2.3.1. Fyzikálně-chemické mechanismy.....	16
2.3.2. Působení mikroorganismů.....	18
2.3.3. Role ostatních půdních organismů.....	20
2.4. Hlavní faktory ovlivňující rychlost dekomposice.....	23
2.4.1. Chemické složení opadu.....	23
2.4.2. Teplota a vlhkost.....	25
2.4.3. Půdní pH.....	26
2.5. Metody měření dekomposice.....	26
3. Vlastní projekt.....	29
3.1. Úvod a hlavní otázky.....	29
3.2. Metodika.....	30
3.3. Výsledky.....	32
4. Závěr.....	36
4.1. Závěr literárního přehledu.....	36
4.2. Závěr vlastního projektu.....	37
5. Literatura.....	38

# 1. Úvod

Rozklad rostlinného opadu je klíčovým procesem v koloběhu uhlíku a dalších prvků v terestrických ekosystémech (Aerts, 1997). Dekompozicí půdní organické hmoty je celosvětově uvolňováno do atmosféry 60 Gt uhlíku za rok (GLOBE, 2007). Proto je studium dekompozice a faktorů, které ji ovlivňují, důležité i pro lepší pochopení a predikci globálních změn klimatu. Současně s rozvojem průmyslu, dopravy a zemědělství dochází ke zvyšování koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře a atmosférické deposici dusíku. S ohledem na vzrůstající průměrnou teplotu a změny v deposici dusíku se předpokládají změny v rychlosti dekompozice (Bragazza et al., 2007).

Cílem této práce je vytvoření souhrnného literárního přehledu o dekompozici rostlinného opadu. Zahrnuty jsou biologické, fyzikální a chemické faktory, které ji ovlivňují. Část textu je věnována koloběhu uhlíku, a to jak v globálním měřítku, tak jeho koloběhu a funkci v půdním systému. Práce popisuje základní metody měření dekompozice s důrazem na jejich výhody a nevýhody.

Praktická část popisuje výsledky dlouhodobého pokusu, jehož cílem je stanovení vlivu chemického složení opadu na rychlost dekompozice.

## **2. Literární přehled**

### **2.1. Definice dekomposice**

Dekomposice je procesem postupného rozpadu organické hmoty. Tento proces vrcholí mineralizací, tedy přeměnou látek organických na anorganické ( $\text{CO}_2$  a uvolněné živiny). Na dekompozici se podílí fyzikální a chemické procesy, ale významnou měrou se v něm uplatňují živé organismy (Berg a McClaugherty, 2008). Dekomposice je spolu s fotosyntézou hlavním procesem, který se podílí na biologickém obratu uhlíku na naší planetě (Zhang et al. 2008, Garbulsky et al., 2014). Ačkoliv mechanismům fotosyntézy poměrně dobře rozumíme po všech stránkách, proces rozkladu organické hmoty je objasněn nepoměrně hůře. Biochemické přeměny opadu během dekomposice jsou na rozdíl od fotosyntézy velmi různorodé (Berg a McClaugherty, 2008).

Rozklad organické hmoty dělíme na dvě fáze. Během rané fáze je rychlost dekomposice vyšší, převládá vliv klimatu, obsahu živin a vodou rozpustných látek. V pozdější fázi je rychlost dekomposice řízena množstvím ligninu a rychlost rozkladu je nižší (Berg, 2000).

### **2.2. Význam dekomposice**

Hlavní význam dekomposice je v koloběhu uhlíku a dalších živin vázaných v biomase (dusík, fosfor, síra).  $\text{CO}_2$  je v dnešní době často diskutovanou látkou, především kvůli svému vlivu na globální oteplování jako jeden z hlavních skleníkových plynů. Během posledních sta let se průměrná globální teplota zvýšila o  $0,74\text{ }^\circ\text{C}$  a její průměrný vzestup za posledních padesát let je  $0,13\text{ }^\circ\text{C}$  za dekádu (Oulehle a Hruška, 2009). Rozklad organické hmoty je zodpovědný za obrovské množství oxidu uhličitého, který se dostává do atmosféry. Na druhou stranu současně s dekompozicí probíhají i stabilizační procesy, během kterých se uhlík dlouhodobě ukládá do půdy ve formě humusu a ostatních stabilních organických látek (Schlesinger a Andrews 2000). Pochopení faktorů ovlivňujících množství vznikajícího humusu a jeho stability je tedy důležité pro lepší popis globální bilance uhlíku. Kromě toho humus a ostatní stabilní formy organické hmoty podporují schopnost půd zadržovat vodu a živiny, které značnou měrou přispívají k její úrodnosti (Schlesinger a Andrews, 2000). Mezi produkty dekomposice patří také dusík a ostatní živiny. Tím se dekomposice podílí na koloběhu dalších prvků a je významným hráčem ovlivňujícím primární produkci.

### 2.2.1. Globální cyklus uhlíku

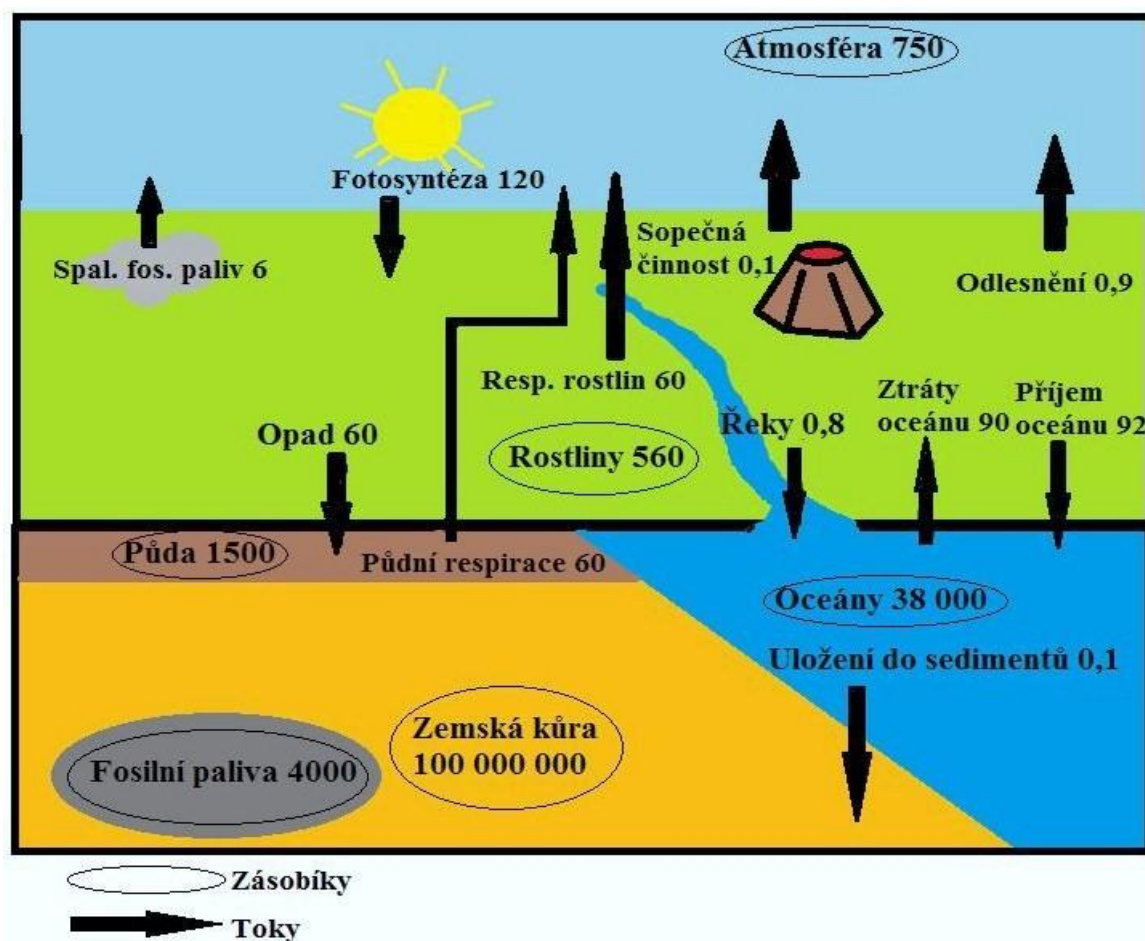
Mezi nejvýznamnější procesy podílející se na koloběhu uhlíku patří fotosyntéza a dýchání, což jsou dva protichůdné procesy. Uhlík je vázán rostlinami a živočichy v jejich biomase, která je po jejich odumření přeměňována chemickými procesy a rozkládána půdními organismy. Fotosyntéza se v průběhu zimy na severní polokouli zastavuje, ale respirace probíhá dál. Během rozkladných procesů v půdě vzniká velké množství oxidu uhličitého, který se uvolňuje do atmosféry. Jeho množství je v porovnání se spalováním fosilních paliv asi desetkrát větší (Frouz, 2010). Je však třeba si uvědomit, že respirace je přirozený proces, který je zde dlouhodobě a byl vybalancován s ostatními pochody určujícími cyklus uhlíku. Na druhou stranu procesy, které zvyšují půdní respiraci nad přirozenou úroveň (nadměrná orba, hnojení, odvodnění) mohou znamenat dodatečný vstup uhlíku do atmosféry; naproti tomu podpora akumulace půdního uhlíku může vstup  $\text{CO}_2$  do atmosféry snížit (Frouz, 2010).

Cyklus uhlíku je z větší části plynný a jeho tok mezi atmosférou, hydrosférou a organismy zprostředkovává oxid uhličitý. Jeho průměrná koncentrace se v důsledku antropogenní činnosti (spalování fosilních paliv) výrazně zvyšuje. Zdrojem uhlíku pro fotosyntézu suchozemských rostlin je atmosférický oxid uhličitý, zatímco při fotosyntéze vodních rostlin se uplatňují rozpuštěné uhličitany (Begon et al., 2006). K výměně oxidu uhličitého ve vodních ekosystémech dochází na přechodu atmosféry a hydrosféry. Uhlík se do vody dostává také zvětráváním vápence a křídý ve formě hydrogenuhličitánů. Doba obratu jednotlivých molekul oxidu uhličitého v atmosféře je přibližně 2 roky, nicméně většina obratu je prostou výměnou plynů mezi atmosférou a plynem rozpuštěným v oceánu; přidaný  $\text{CO}_2$  tak může zůstat v atmosféře i celá staletí (Jørgensen et al., 2008).

Množství uhlíku v půdě je přibližně dvakrát až třikrát vyšší než množství uhlíku v atmosféře. Nejnovější analýzy dokazují, že pozemní ekosystémy mají mnohem větší schopnost ukládat oxid uhličitý, než se předpokládalo. Stabilní huminové látky získávají ročně takové množství uhlíku, které se rovná asi jedné třetině celkově ročně odumřelé organické hmoty v závislosti na teplotě a vlhkosti (Jørgensen et al., 2008). Uhlík je globálně soustředěn do několika zásobníků (viz obr. 1). Globálně je největší množství uhlíku uloženo v zemské kůře (100 000 000 Gt uhlíku), za druhý největší rezervoár uhlíku jsou považovány oceány (38 000 Gt uhlíku), v zásobách fosilní paliv je uloženo přibližně 4000 Gt uhlíku, v půdě je uloženo 1500 Gt uhlíku a v biomase rostlin přibližně 560 Gt uhlíku. Celkový opad je odhadován na 60 Gt uhlíku za rok (GLOBE, 2007). Průměrná doba obratu uhlíku v opadu je přibližně 1,5 roku. V tropických ekosystémech s průměrnou roční teplotou nad 30 °C je rychlost rozkladu vyšší, než množství vstupujícího opadu, proto je jeho akumulace nemožná. Možnost akumulace uhlíku tedy připadá



v úvahu v chladnějších klimatech například ve formě rašeliny. Rovnováha mezi rozkladem a přísunem opadu se pohybuje kolem průměrné roční teploty 25 °C (Jørgensen et al., 2008). Lesní ekosystémy obsahují 90% veškerého uhlíku v živé hmotě, ale jejich primární produkce činí pouze 60% z celkové terestrické primární produkce na zemi (Jørgensen et al., 2008). Z toho polovina pochází z odumřelých bylin, keřů a větví, které tvoří pouze 10% celkové lesní biomasy. Uhlík uložený ve dřevě má přibližnou dobu obratu 50 let.

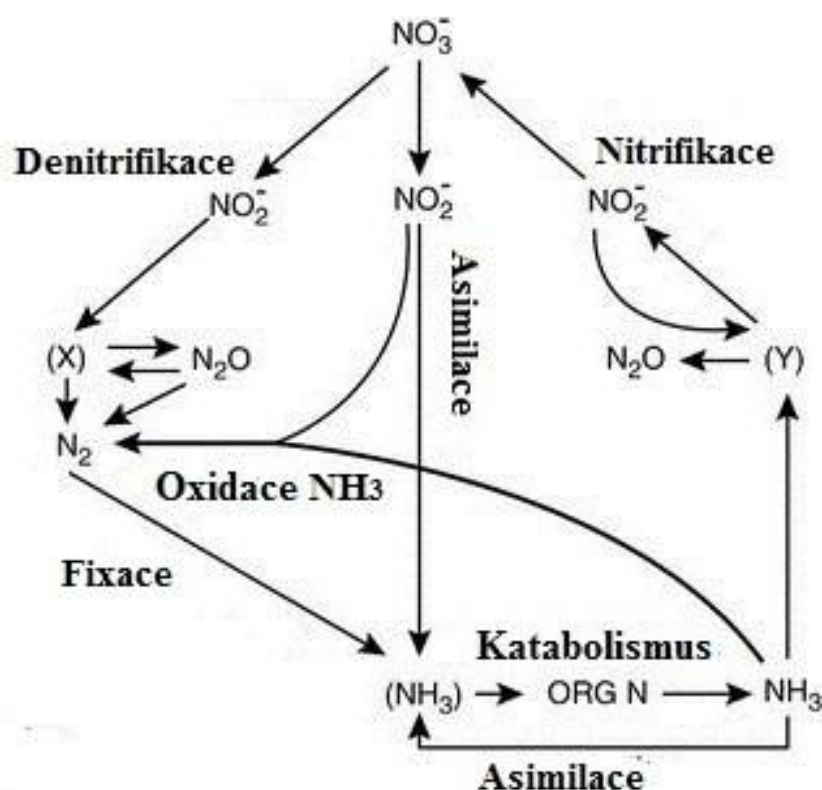


**Obr. 1:** Globální cyklus uhlíku s popisem rezervoárů v Gt C, toky v Gt C za rok, převzato z (GLOBE 2007)

### 2.2.2. Cyklus dusíku a fosforu

Cyklus těchto makroprvků je úzce provázán s cyklem uhlíku. Primární produkce může být limitována dostupností těchto prvků během dekomposice. Je také limitována stechiometrií opadu (viz Chemické složení opadu).

Dusík je nepostradatelnou živinou pro mikrobiální, živočišná i rostlinná společenstva (Begon et al., 2006). Je nezbytnou součástí aminokyselin, bílkovin, ribonukleových kyselin a dalších látek. Jeho transformace souvisí především s metabolismem organismů, fyzikální a chemické procesy se podílejí podstatně méně (Jiang et al., 2014). Cyklus dusíku v terestrických ekosystémech je tvořen několika základními procesy. Mikrobiální organismy prostřednictvím fixace redukují atmosférický molekulární dusík na amoniak, který je dostupný pro ostatní organismy. Biologickou cestou je fixováno až 96 % veškerého dusíku (Šimek a Cooper, 2006). Amoniakální dusík je poté asimilací zabudován do biomasy. Dusík je rostlinami přijímán ve formě dusičnanů nebo amonných iontů z půdy. Nejsnazší přístup k dusíku mají rostliny, které žijí v symbióse s fixátory dusíku. Po odumření je dusík z organických vazeb uvolněn. Takto uvolněný dusík může být vázán v půdě, znovu využit jako živina, volatilizován do atmosféry, nebo procesem nitrifikace převeden na nitrátovou formu (Nešporová, M., 2008). Nitrátová forma může být využita jako živina, nebo procesem denitrifikace převedena na oxid dusný a molekulární dusík, který se vrací do atmosféry (viz obr. 2). Ze suchozemských ekosystémů se dusík dostává do vodních, ve kterých je jeho každoroční akumulace zanedbatelná (Begon et al., 2006).



**Obr. 2:** Cyklus dusíku, převzato z (Codispoti et al., 2001).

Fosfor je společně s dusíkem látkou výrazně limitující rostlinný růst, a tak i primární produkci. Jeho zdroje se nacházejí ve vodě pevninské (půdní, říční, jezerní), oceánské, v horninách a mořských sedimentech. Cyklus fosforu lze považovat za sedimentační, jelikož fosfor je uvolňován zvětráváním hornin v terestrických ekosystémech a postupně se dostává do oceánů, kde později trvale sedimentuje (Begon et al., 2006). Pokud se fosfor dostane do rostlinné biomasy na souši, koluje zde po velmi dlouhou dobu v řádech stovek let. Poté se dostává do povrchových toků a později do oceánu. Zde prodělává další koloběh v řádu milionů let. Poté je trvale zabudován do oceánských sedimentů. Pokud se oceánské sedimenty stanou součástí pevniny, celý cyklus se opakuje.

### **2.2.3. Uhlík v půdě**

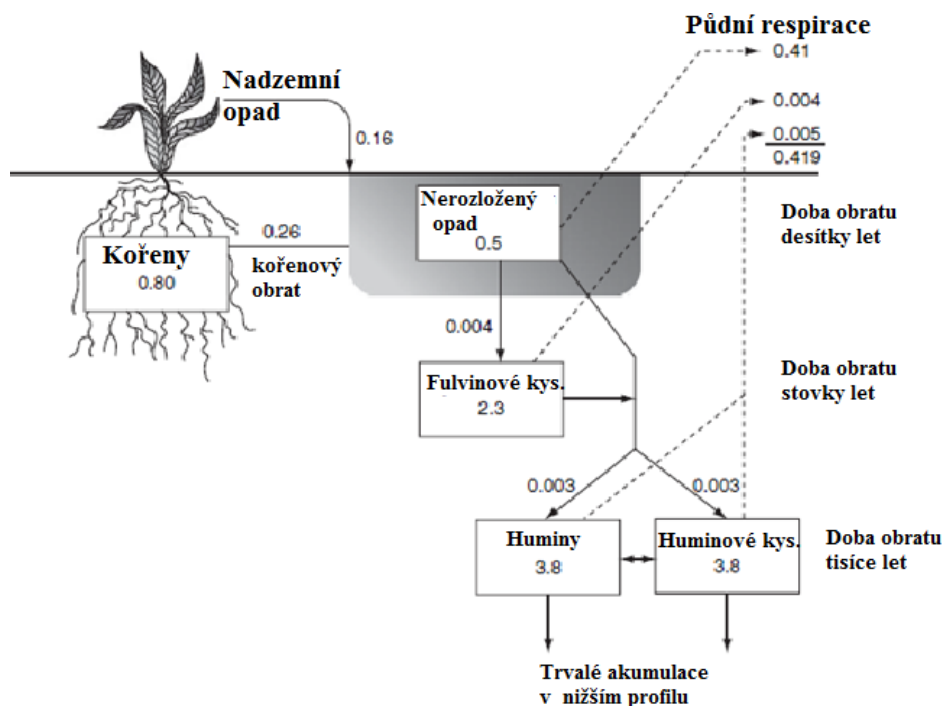
Uhlík vstupuje do půdy ve formě nadzemního a podzemního rostlinného opadu a také ve formě kořenových exsudátů. (Schimel a Schaeffer, 2012). Rozklad rostlinného opadu je komplexní soubor procesů, při kterých fyzikální, chemické a biologické faktory působí na široké spektrum organických substrátů, jejichž vlastnosti i složení se během dekompozice neustále mění. Jedná se tedy o velmi složité procesy a my jsme schopni popsat pouze všeobecné podmínky (Berg a McLaugherty, 2008). Dokonce i malé změny v ukládání uhlíku do půdy mají vysoký dopad na atmosférickou koncentraci CO<sub>2</sub> (Manlay et al., 2007).

Výrazný vliv na cyklus uhlíku v půdě může mít efekt označovaný jako hnojení uhlíkem. Zvýšená koncentrace CO<sub>2</sub> a vzrůst průměrných teplot mají dopad na cyklus uhlíku v lesích a pozitivní vliv na fotosyntézu, což způsobuje urychlení příbytku biomasy dřevin (Oulehle a Hruška, 2009). Současně narůstá plocha listů a zvyšuje množství opadu. Změny mají také vliv na složení půdních mikrobiálních komunit a koloběh dusíku v půdě (Zak et al., 2000).

Z hlediska akumulace uhlíku v půdě hrají významnou roli humusové látky, které se tvoří během procesu humifikace. Humusové látky jsou typem takové organické hmoty v terestrických ekosystémech, která se rozkládá velmi pomalu (Berg a McLaugherty, 2008) a tvoří rezervoáry s dlouhou dobou obratu (viz obr. 3), která je udávána v rozmezí 300-1000 let. Nerozložený opad, který tvoří 4% uhlíku, má v půdě obrat v desítkách let. Meziproduktem jsou fulvokyseliny (22% uhlíku v půdě) s časem obratu stovek let. Největší podíl uhlíku (přibližně 74%) je uložen v huminových kyselinách a huminech. Doba jejich obratu činí tisíce let (Jørgensen et al., 2008).

Fulvokyseliny se vyznačují světlejší barvou, snadnou rozpustností ve vodě a obsahem uhlíku kolem 45% (Jørgensen et al., 2008). Huminové kyseliny jsou výrazně tmavší, jsou ve vodě nerozpustné a obsahují více uhlíku než fulvokyseliny (kolem 55%). Významná je schopnost huminových kyselin vázat se na jílové minerály, čímž vznikají organominerální

komplexy, které mohou svými sorpčními vlastnostmi dobře vázat živiny (Berg a McClaugherty, 2008). Huminy jsou organominerální komplexy velmi odolné vůči účinkům kyselin, zásad i mikroorganismů. Dlouhé řetězce těchto látek mohou obsahovat molekuly peptidů, lipidů a esterů, které jsou mezi sebou propojeny Van der Waalsovými silami a vodíkovými můstky (Hayes a Clapp, 2001).



**Obr. 3:** Dynamika rozkladu opadu v profilu 0 až 20cm, pro travní porosty černozemí s jednotlivými přechody ( $\text{kg C} \cdot \text{m}^{-2} \text{ za rok}$ ). Převzato z (Jørgensen et al., 2008).

## 2.2.4 Formy humusu

Formy nadložního humusu jsou chápány jako kategorie popisující určitý typ uspořádání nejsvrchnějších částí půdního profilu (Tomášek et al., 2000). Jsou často spojeny s výskytem určitých půdních typů a určitých humusových látek. Významným ukazatelem kvality humusu je poměr uhlíku a dusíku, nejčastěji označovaný C:N. V mírném pásmu se tento poměr pohybuje v rozmezí 7 – 17. Nižší poměr vyjadřuje vyšší kvalitu humusu. V některých půdách je C:N navyšován procesem eluviace, která podporuje degradační pochody (Tomášek, 2000). Rozlišujeme tři základní formy humusu:

- **Mor (surový humus)** se vyskytuje v oblastech s menším množstvím vegetace a nižším přísunem opadu. Typicky se jedná o vyšší polohy s nižšími teplotami a vlhkým

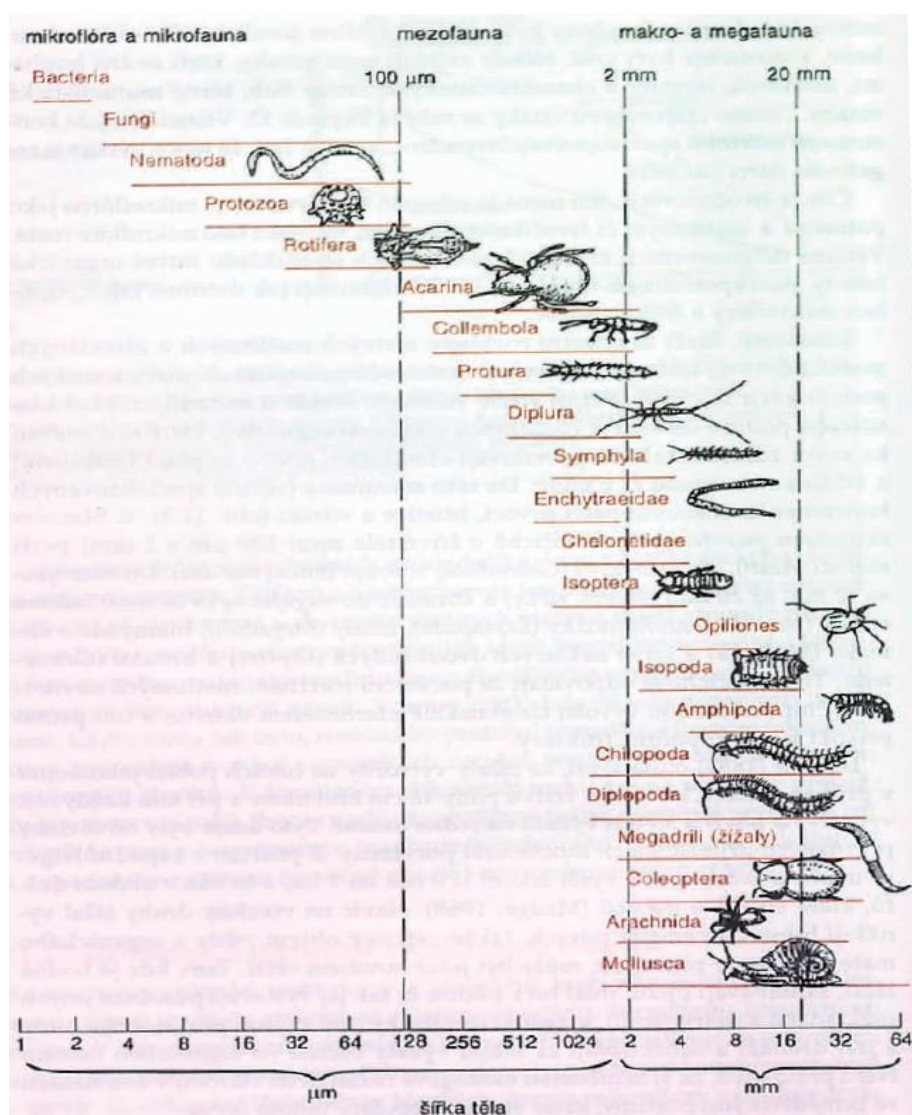
prostředím. Tvoří se v kyselém prostředí s nízkým obsahem živin. Stromová vegetace se vyznačuje přítomností jehličnanů, bylinná převahou kyselomilných rostlin (např. vřes, brusnice), mečů a lišejníků (Bonan a Shugart, 1989). Kořeny vřesovcovitých rostlin podporují endomycorrhizu s askomycetami. Organická hmota je rozkládána především plísněmi a houbami. Biologická aktivita a druhová rozmanitost je velmi nízká. Rostlinná vegetace převažuje nad mikroby a půdními živočichy (Ponge, 2003). Často dochází k procesu podzolizace v důsledku vysokého obsahu fulvokyselin, které se tvoří při nízkém rozkladu organické hmoty (Tomášek, 2000).

- **Moder (drt')** je formou humusu vznikajícího za nepříznivých podmínek, které jsou však příznivější než u formy mor. Humifikace je pomalejší a mocnost humusového horizontu narůstá. Prostedí je kyselé a dekompozice SOM (Soil organic matter) probíhá za účasti zooodafonu (Tomášek, 2000). Organické látky se hromadí ve formě tří horizontů: OL (obsahuje celé listy nebo jehlice), OF (fragmentovaný opad), OH (humifikovaný opad). Nízké pH prostředí způsobuje, že mikrobiální biomasa je složena převážně z plísní a hub, které vylučují množství antibiotik a decimují bakteriální populace (Ponge, 2003). Makrofauna v podobě žížal je zastoupena velmi zřídka. Promíchávání organické hmoty a síť velkých pórů je tedy redukována.
- **Mull (měl)** obsahuje homogenizované humifikované organické látky s minerálními částicemi, které společně tvoří makro-agregáty (Bernier, 2008). Vytváří se v půdách dobře zásobených živinami v mírném a teplém klimatu. Makrofauna, mezofauna i mikrofauna je druhově bohatá a obsahuje velké množství biomasy. Výrazně se uplatňují žížaly, jejichž exkrementy tvoří drobtovitou strukturu půdy (Tomášek, 2000). Půdní organická hmota je dobře promíchávána, půda je pórovitá a dobře provzdušněná. Často se projevuje priming efekt podporovaný kořenovými exsudáty (Cheng a Coleman, 1990). Humus je tmavě zbarvený a obsahuje velké množství uhlíku. Přítomnost humusu formy mull nasvědčuje vysoké úrodnosti půdy, která je zajištěna vysokým množstvím vstupujícího opadu a rychlým koloběhem živin, který zajišťuje půdní fauna i kořeny rostlin (Ponge, 2003).

### 2.2.5. *Organismy*

Organismy hrají v rozkladném systému důležitou roli. Můžeme je dělit podle jejich velikosti a podle funkcí, které v půdním ekosystému plní. Hlavní skupinou zájmu jsou v tomto směru bakterie, houby a ostatní detritovoři (Begon et al., 2006).

Z hlediska členění podle velikosti (viz obr. 5) rozdělujeme organismy na mikrofaunu, jejíž zástupci dosahují velikosti do desetiny milimetru. Tito živočichové se pohybují především v půdních kapilárních pórech, nebo jsou součástí anoxického prostředí uvnitř agregátů. Mesofaunou rozumíme organismy o velikosti do dvou milimetrů, které se pohybují ve větších prostorech mezi půdními agregáty. Poslední skupinou je makrofauna. Její zástupci dosahují velikosti dvou milimetrů a výše (Begon et al., 2006). Během svého pohybu v půdě často mechanicky rozrušují půdu a výrazně tak napomáhají zvyšování její pórovitosti, což vede k jejímu provzdušnění. Toto dělení je výhodné, jelikož organismy jsou rozděleny podle jejich ekologických nároků.



**Obr. 4:** Klasifikace organismů v suchozemských potravních řetězcích dle velikosti Převzato z (Begon et. al. 1997).

### 2.2.6. Tvorba prostředí

Mikroorganismy řídí uvolňování živin a jejich dostupnost pro jiné organismy (Jenkinson, 1988). Živiny jsou v důsledku jejich činnosti postupně uvolňovány, stávají se dostupnými a tím je umožněna celková produktivita ekosystému (Wardle et al., 1999). Půdní mikrobiální biomasa je dobrým indikátorem změn v chemickém složení půdy, které může zároveň ovlivňovat (Bauhaus a Barthel, 1995).

Tvorbu prostředí mohou značnou měrou ovlivňovat tzv. ekosystémoví inženýři, kteří přímo i nepřímo mění dostupnost zdrojů. Svou činností mění fyzikální podmínky u abiotických i biotických materiálů. Můžeme je dělit na tzv. *Autogenic engineers*, kteří si tvoří vlastní tkáňové struktury a *Allogenic engineers*, kteří ovlivňují prostředí změnou fyzikálního stavu materiálů (Jones et al., 1994). Další možností je dělení ekosystémových inženýrů dle strategie chování na úmyslné, kteří si zajišťují optimální podmínky stavbou struktur, a nahodilé, kteří soustředí svůj energetický výdej na to, aby se do optimálního prostředí dopravili (Jouquet et al., 2006). Významnými ekosystémovými inženýry a zástupci skupiny úmyslných ekosystémových inženýrů jsou mravenci, kteří půdní prostředí ovlivňují stavbou svých hnízd, přemísťují velké množství biomasy a svou činností mění půdní vlastnosti, především pH (Jílková et al., 2012). Významnou roli jako ekosystémoví inženýři hrají žížaly (viz kap. Půdní živočichové), jejichž vliv na půdní prostředí je nejpatrnější temperátních a tropických ekosystémech. Svou činností vytvářejí stabilní a kompaktní struktury (Jouquet et al., 2006).

K velkým změnám prostředí dochází během sukcese. Z hlediska sukcese rostlinných společenstev se zpravidla používá rozdělení na sukcesi primární, ke které dochází na zatím nekolonizovaném území, a sekundární, která probíhá na podkladu již dříve kolonizovaném. Tyto kategorie však nejsou vhodné pro popis mikrobiální sukcese, jelikož mikrobiální společenstva nejsou ovlivněna přítomností půdy a jsou mnohem rozmanitější po stránce fyziologické i fylogenetické (Fierer et al., 2010). Mikroorganismy jsou považovány za pionýrské organismy, které tvoří základ půdotvorného procesu a jsou nepostradatelné při tvorbě prostředí.

### 2.3. Hlavní mechanismy dekomposice

Proces dekomposice se skládá z řady dílčích procesů. Organismy půdní organickou hmotu zpracovávají nejrozličnějšími způsoby, především jako potravu a někteří jako ekosystémoví inženýři, kteří ji používají pro stavbu rozličných struktur a často tak mění její umístění a složení, což může značně ovlivnit pozdější způsob jejího zpracování. Na listový opad působí mnoho vlivů. Je zbavován nestabilních komponent procesem vyluhování, mechanicky rozrušován



na menší části fyzikálními pochody, jako je působení teploty, které způsobuje fázové rozpínání a smršťování vody. Některé organismy využívají nejrůznější enzymy, které jim usnadňují rozklad půdní organické hmoty a její následné zpracování. Složky půdní organické hmoty jsou často odolné proti rozkladu. SOM může být chemicky nebo fyzikálně vázána adsorpcí. Také se může nacházet zabudována v půdním agregátu, což znesnadňuje přístup extracelulárních enzymů a kyslíku (Wetterstedt, 2010). Důležitý vliv na kvalitu dekomposice má vodní prostředí půdy, ve kterém jsou dopravovány živiny a rozpouštěn kyslík, přičemž tato schopnost s teplotou klesá. Teplota ovlivňuje využití uhlíku rozkladnými organismy. Účinnost rozkladu a využití uhlíku s teplotou výrazně klesá.

### ***2.3.1. Fyzikálně-chemické mechanismy***

Hlavním faktorem ovlivňujícím tyto mechanismy je teplota, která je závislá na množství dopadajícího slunečního záření. Jejich účinnost a rychlost je se zvyšující se teplotou vyšší. V různých zeměpisných šířkách je proto jejich vliv na dekompozici rozdílný. Dochází k nim i bez přímé účasti ostatních faktorů, jako je působení půdních organismů, proto jsou označovány za abiotické.

Dekomposice opadu je obvykle považována za biotický proces, který je ovlivněn především dostupností vody, teplotou a chemickým složením opadu. Tyto předpoklady jsou již dlouhou dobu podkladem pro modely rozkladu půdní hmoty v terestrických ekosystémech, nicméně podceňují vliv abiotických faktorů (Lin a King, 2014).

#### ***2.3.1.1. Vyluhování***

Rostlinný opad je hlavním vstupem živin, které se z velké části uvolňují do půdního systému během dekomposice. Uvolňování živin může probíhat různými způsoby v závislosti na typu opadu. Jedním z těchto procesů je vyluhování látek z rostlinného opadu. Míra vyluhování závisí na klimatických podmínkách, především vlhkosti (Cornejo et al., 1994). Teplota ovlivňuje rozpustnost látek ve vodním prostředí (Whitworth et al., 2014). V aridních a semiaridních oblastech k vyluhování prakticky nedochází, v těchto biotopech dominuje fotodegradace (Jørgensen et al., 2008). Vyluhování dominuje v iniciační fázi dekomposice. Z listového opadu se v nejvyšší míře vyluhují mobilní prvky. Nejvyšší míru vyluhování pozorujeme u draslíku (Berg a McLaugherty, 2008). V závislosti na koncentraci v listovém opadu se vyplavují i hlavní živiny, kterými jsou dusík, fosfor a síra. Tyto prvky se vyplavují bezprostředně po opadu. Poté dochází k jejich akumulaci, adsorpci nebo mohou být okamžitě



zpracovány jako čistý příjem mikrobiální biomasy (Berg a McClaugherty, 2008). Za normálních podmínek nedochází k loužení všech látek. Typickým příkladem jsou těžké kovy, které se akumulují až ve fázích, kdy je dekompozice extrémně pomalá (Berg a McClaugherty, 2008).

Další složkou listového opadu, která může být vyluhována, jsou organické rozpustné látky (Bogatyrev et al., 1983). Mezi tyto látky patří především cukry, fenoly a glyceridy. Rozpustné cukry (převážně mono a oligosacharidy) jsou pozůstatkem metabolických procesů rostliny. Fenoly (např. taniny) jsou z hlediska rozpustnosti velmi variabilní, mnohé z nich mají tendenci měnit se v méně rozpustné formy nebo reagovat s většími molekulami. Mezi typy listového opadu se množství těchto látek výrazně mění (Hagen-Thorn et al. 2006), např. průměrná koncentrace těchto látek v borových jehlicích se pohybuje kolem 7%, u olše to může být až 30% (Berg a McClaugherty, 2008).

### ***2.3.1.2 Fotodegradace***

Světelný vliv na proces dekompozice prokázala již řada studií, ale stále není zcela objasněn. Výsledky jsou často protichůdné a z hlediska vlivu na dekompozici negativní i pozitivní. Výzkum účinků ultrafialového záření v suchozemských ekosystémech je stále relativně mladou disciplínou (Paul a Jones, 2003). Ultrafialové záření je rozděleno do tří vlnových pásem: UV-C (200 – 280 nm), UV-B (280 – 315 nm), UV-A (315 – 400 nm). Prokazatelné jsou účinky UV-B záření, které byly výrazně zvýšeny v důsledku oslabování vrstvy stratosférického ozonu (Day a Neale, 2002).

Dopad UV-B záření spatřujeme ve změně primární produktivity ekosystémů. Má vliv na biologické látky obsahující uhlík, primární producenty biomasy, spotřebitele i dekompozitory. Je stále jasnější, že UV-B záření má na dekompozici přímý i nepřímý vliv. Fotodegradace organických i anorganických složek půdy je důležitým aspektem chemických cyklů v půdním prostředí (Begon et al., 2006). Záření má významný vliv na dekompozici hrabanky, ve které je fotochemickou stimulací rozkládán lignin. Největší vliv na listový opad má záření během prvních několika měsíců (Paul a Jones, 2003). Vliv UV-B záření může mít dalekosáhlé důsledky na organismy a půdní procesy, které nejsou přímo vystaveny slunečnímu záření. Jednou z variant je, že UV-B záření mění rovnováhu chemických látek vstupujících do půdy prostřednictvím kořenů rostlin. Fotodegradace může v suchých oblastech hrát významnou roli v koloběhu uhlíku.

Význam fotodegradace na opad je patrný zejména v aridních a semiaridních suchozemských ekosystémech. Vzhledem k desertifikaci zaujímají tyto biotopy stále větší plochu. Rozkladné procesy v suchém a polosuchém prostředí mají některé jedinečné

charakteristiky, ke kterým patří nízké množství srážek, relativně vysoký objem slunečního záření a výrazné teplotní výkyvy mezi dnem a nocí.

V těchto oblastech byl prokázán silný vliv ultrafialového záření na povrchový i podpovrchový opad. Účinkem slunečního záření dochází ke zvýšení konstanty rozkladu v povrchové vrstvě opadu o 23% a její zvýšení v podpovrchové vrstvě opadu až o 30%. V porovnání je však konstanta rozkladu o 29% vyšší v povrchové vrstvě (Lin a King, 2014). Z hlediska chemického složení opadu dochází ke zvýšené ztrátě hemicelulózy. K významnému snížení obsahu ligninu nedochází. Nižší vrstva opadu vykazuje nižší imobilizaci dusíku a menší ztrátu hemicelulózy než vrstva povrchová. Předpokládá se, že fotodegradace nepřímo zvyšuje mikrobiální rychlost rozkladu v důsledku penetračních účinků na listový opad (Lin a King, 2014).

Naopak další studie, hodnotící vliv slunečního záření v semiaridní patagonské stepi ukazuje, že záření má na rozklad organické hmoty opačný účinek. Záření způsobuje až 60% snížení rychlosti rozkladu, a je tak dominantním faktorem ovlivňujícím rozklad nadzemního opadu v této oblasti (Austin a Vivanco, 2006).

### ***2.3.2. Působení mikroorganismů***

Mikroorganismy jsou dominující složkou rostlinného opadu. Tvoří primární dekompozitory v boreálních a mírných lesích. Průměrné množství biomasy mikroorganismů je přibližně 15 tun na hektar. Přibližně jednu třetinu tvoří bakterie, dvě třetiny houby (Jørgensen et al., 2008). Mezi tyto organismy patří především bakterie (včetně vláknitých bakterií, dříve aktinomycety), houby (Berg aMcClougherty, 2008), Archae (dříve řazený mezi bakterie), avšak místo mastných kyselin obsahují ve své buněčné stěně izoprenové řetězce (Pace, 2006). Půdní edafon obsahuje také mikroorganismy schopné fotosyntézy, jako jsou řasy a sinice. Prvoci představují v půdě hlavní konzumenty bakterií, ale při jejich nedostatku jsou schopni konzumovat i menší prvoky, houby, celulózu a huminové sloučeniny. Dalšími predátory v půdě jsou hlístice, které podle jejich potravních nároků dělíme na fytofágy, bakteriofágy, mykofágy, omnifágy a dravce (Lavelle a Spain, 2005). Odhaduje se, že nejméně 95% energie, která prochází půdním systémem ve formě opadu, proudí přes mikrobiální společenstvo (Persson, 1980). Rozklad organické hmoty je významně podporován přítomností prvoků a bakteriofágních hlístic. Z organických látek jsou procesem mineralizace vytvářeny látky anorganické, za což je zodpovědná především půdní mikroflóra (Ingham et al., 1985). Jejimi významnými predátory mohou být zástupci půdní mikrofauny, což může mít za následek ovlivnění populační dynamiky mikroflory, a tím i dekompoziční účinnosti (Frouz, 2010).

Většina mikroorganismů v půdě, které se podílejí na rozkladném procesu, patří mezi aerobní heterotrofy. Ti jsou zapojeni buď do jednotlivých nebo souhrnných procesů, které zajišťuje široká škála organismů. Měříme je jako jediný proces, ale ve skutečnosti se jedná o součet několika různých procesů (např. půdní respirace). Pochody řízené mikroorganismy jsou zodpovědné za rozklad a akumulaci uhlíku, které jsou největšími toky uhlíku v půdních ekosystémech (Schimel a Schaeffer, 2012). Na základní úrovni můžeme mikroorganismy dělit na autotrofní a heterotrofní. Autotrofní mikroorganismy jako zdroj uhlíku využívají CO<sub>2</sub>, heterotrofní organické sloučeniny. Jejich fyziologie je velmi odlišná. To však během sukcese není překážkou, aby se obě tyto skupiny objevily společně, jejich dominance je pak závislá na prostředí, které je během sukcese osidlováno (Fierer et al., 2010).

Bakterie jsou jak aerobní, tak anaerobní organismy, což je odlišuje od výhradně aerobních hub. Obě tyto skupiny dokážou degradovat všechny hlavní typy polymerů jako je lignin, celulóza a hemicelulóza a existují i mikroorganismy, které dokážou rozkládat tkáň a dřevo, kde jsou všechny tyto látky spojené do vláken. Malá skupina hub a bakterií dovede kompletně degradovat lignin (Berg a McClaugherty, 2008).

Bakterie můžeme dále dělit podle příjmu energie na fotolitotrofní, které přijímají energii ve formě slunečního záření, foto-organotrofní, u kterých probíhá fotosyntéza, chemo-litotrofní, pro něž je zdrojem energie probíhající redoxní reakce, a chemo-organotrofní, pro které jsou donorem elektronu organické sloučeniny.

Degradace celulózy probíhá u některých druhů bakterií a hub. Pomáhají jim v tom hydrolytické extracelulární enzymy, které jsou buď vylučovány do jejich okolí, nebo se nachází na povrchu buněk, přičemž celulóza je degradována mimo mikrobiální buňky. Nerozpustná makromolekula je rozložena na monomer, nebo oligomer, který se skládá z několika jednotek glukózy a následně přijata do buňky a metabolizována. Problémem je, že část celulózy v rostlinných pletivech je uspořádána v krystalické formě, která je hůře štěpitelná. Některé celulitické organismy mají však enzymatickou výbavu, která jim pomáhá dosáhnout rozštěpení i takto vytvořené struktury (Eriksson et al., 1990).

Celkový obsah hemicelulózy ve dřevě se pohybuje mezi 20 – 30%, podle toho, zda se jedná o dřevo tvrdé, nebo měkké (Berg a McClaugherty, 2008). Hemicelulóza je složena z lineárních rozvětvených heteropolymer, přičemž každý z řetězců obsahuje mezi dvěma až šesti různými jednotkami D-xylózy, L-arabinózy, D-manózy, D-glukózy, D-galaktózy a D-glukuronové kyseliny. Pro její rozklad je třeba komplexnějšího enzymatického systému ve formě hydrolytických enzymů (Eriksson et al. 1990).

Za organismy schopné rozkládat lignin jsou považovány především houby i přesto, že některé skupiny bakterií mají tuto schopnost také. Houby jsou v tomto směru děleny na tzv.

soft-rot, white-rot a brown-rot. Toto dělení je poměrně zastaralé, ale jeho výhody jsou spatřovány zejména v lepší názornosti. Každá z těchto skupin má rozdílné mechanismy rozkladu molekuly ligninu (Berg a McClaugherty, 2008).

Z hlediska dekomposice můžeme dělit mikroorganismy do dvou skupin na tzv. r- strategie a K-strategie. Dekompoční rychlost je u r-strategů výrazně vyšší než při působení K-strategů. Energeticky bohaté sloučeniny jsou využívány především r-strategy, kteří rozkládají zejména čerstvou organickou hmotu s nízkým C:N poměrem. Po vyčerpání dobře dostupné organické hmoty se začnou projevovat K-strategové, kteří se zaměřují na hůře dostupnou organickou hmotu s vyšším poměrem C:N (Fontaine et al., 2003). Tento popis by zdánlivě mohl vést k předpokladu, že K-strategové nejsou schopni využívat dobře dostupné organické látky, což není pravda. K-strategové jsou schopni čerstvou organickou hmotu také využít, jsou však limitováni rychlostí růstu svého mikrobiálního společenstva, a jsou proto odsunuti působením r- strategů, jejichž růst je výrazně rychlejší (Fontaine et al., 2003).

### ***2.3.3. Role ostatních půdních organismů***

Zásadní vliv na dekompozici má půdní mesofauna, makrofauna a rostliny, v tomto případě především jejich kořeny. Funkce těchto organismů je velmi různorodá. Zahrnuje konzumaci opadu, predaci, mutualismus, promíchávání půdy a její provzdušňování, změny chemického složení půdy, jejího pH atd. Konzumace rostlinného opadu půdní faunou vede k jeho rozměňování a zvlhčování, což výrazně podporuje růst a rozšiřování půdních mikrobiálních populací. Výkaly organismů půdní fauny jsou formou výrazně narušeného rostlinného opadu se zvýšenou plochou; jsou lépe zpracovatelné pro půdní mikroorganismy, které pak snáze procesem mineralizace převádějí organické živiny na anorganické, dostupné pro rostliny (Culliney, 2013).

#### ***2.3.3.1. Půdní živočichové***

Struktura komunity makro a mesofauny výrazně mění chemické složení minerálních půd, dostupnost dusíku a jeho časovou dynamiku v nich, což ovlivňuje produktivitu ekosystémů. Markantnější je tento vliv u větších organismů (Carillo et al., 2011). Většina organické hmoty, která je pohlcena půdní mikrofaunou, není využita, pouze přeměněna (Frouz, 2010). Makrofauna hraje významnou roli z hlediska sekvestace uhlíku.

Nejvýznamnější součástí půdního edafonu je kmen členovců (*Arthropoda*), kteří mohou z hlediska druhové bohatosti představovat až 85% půdní fauny. Popsáno bylo již přes milion

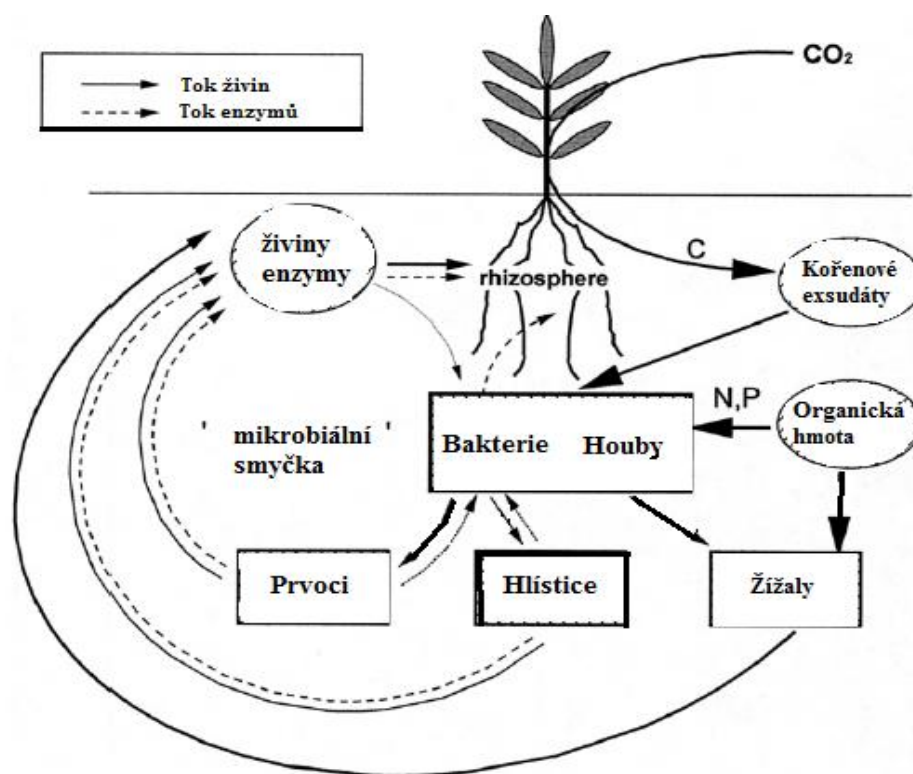
druhů. Dle jejich velikosti se jejich zástupci řadí mezi makro i mezofaunu. V půdním opadu je zastoupeno především pět hlavních řádů: *Isopoda*, *Myriapoda*, *Insecta*, *Acari*, a *Collembola*. Nejhojnější a nejrozmanitější jsou v tomto směru zástupci řádu *Acari* a *Collembola* (Culliney, 2013). Interakce členovců s rostlinami a mikroby působí na živou i mrtvou organickou hmotu a přenos živin v terestrických ekosystémech. Členovci v nadzemním opadu mají největší vliv na mobilní prvky (především draslík), zatímco členovci žijící v nižších vrstvách půdy působí na míru mineralizace mobilnějších prvků, zejména fosforu, dusíku a vápníku (Seastedt a Crossley, 1984). Někteří z nich patří mezi organismy s úzkou ekologickou valencí a mohou proto sloužit jako ekologické indikátory přírodního i antropogenního narušení půdy (Langor a Spence, 2006).

Významným kmenem půdní fauny jsou kroužkovci (*Annelida*); především žížaly, které jsou zástupci třídy máloštětinatců (*Oligochaeta*). Jsou významnými ekosystémovými inženýry a z hlediska půdotvorných procesů jsou považovány za nejdůležitější zástupce makrofauny. Vytvářejí půdní chodby a napomáhají promíchávání a provzdušňování půdy. Jejich schopnosti promíchávat půdu se využívá při snižování kyselosti půdy přidáváním  $\text{CaCO}_3$ , které bez přítomnosti žížal probíhá velmi pomalu (Chan, 2003). Voda může chodbami snáze pronikat do větší hloubky (Kooch a Jalilvand, 2008). Obsah uhlíku v půdní organické hmotě je přímo závislý na hustotě žížal (Frouz et al., 2009). Dle habitatu, ve kterém žijí, je dělíme do tří hlavních ekologických kategorií (Wood a James, 1993). Rozlišujeme druhy epigeické, žijící v povrchové vrstvě opadu. Mají výrazný zelený nebo červený pigment. Anektické druhy se živí listovým opadem z povrchu, který zatahují do chodeb a výrazně tak napomáhají promíchávání opadu s půdou. Endogeické druhy žijí v celém půdním horizontu do přibližné hloubky 30 cm. Živí se organickou hmotou v půdě. Skupina epigeických žížal se dále dělí dle svých ekologických nároků na mesohumické, polyhumické a oligohumické žížaly. Jejich tělo je bez pigmentu. Půdní chodby mohou být vertikální (anektické druhy) a horizontální (endogeické druhy) (Jouquet et al., 2006). Jejich činnost podporuje zabudovávání dusíku do půdní struktury, chemicky narušuje a rozmělnuje živiny, které se stávají lépe dostupné pro mikroorganismy (Brady a Weil, 2008). Exkrementy žížal často obsahují větší množství mikroorganismů než polykaný substrát, jelikož jejich střeva obsahuje pestré škálu mikroorganismů. Přítomnost žížal byla prokázána i v půdách kontaminovaných organickými znečišťujícími látkami, kde napomáhají jejich rychlejšímu odbourávání (Rodriguez et al., 2014). Součástí trávicí soustavy žížal jsou vápenaté žlázy, které neutralizují huminové kyseliny v potravě. Zásadně tak mění kyselé pH půdy směrem k neutrálnímu.

### 2.3.3.2 Kořeny rostlin

Rostliny získávají a uvolňují živiny prostřednictvím rhizosféry, která je charakterizována jako komplex interakcí mezi kořeny, půdními živočichy a mikroorganismy. Procesy v rhizosféře jsou řízeny uvolňováním fotosynteticky fixovaného uhlíku z kořenů, který se stává lehce dostupným pro ostatní organismy, především mykorhizní symbionty a bakterie (Bonkowski et al., 2000). Rostlinné substráty vstupují do půdy nejen ve formě listového opadu, ale je odhadováno, že 15% až 25% z celkového množství asimilovaného uhlíku pochází z kořenových exudátů (Kuzyakov, 2002). Pumpování lehce dostupného uhlíku vede k významnému zvýšení mikrobiální aktivity. Tento jev byl poprvé popsán Löhnisem v roce 1926 a nazván priming efekt. Kuzyakov priming efekt definuje takto: „*Priming efekty jsou silné krátkodobé změny v obratu půdní organické hmoty způsobené poměrně malými zásahy do půdy.*“ (Kuzyakov et al., 2000).

Po vstupu čerstvé organické hmoty (například z kořenových struktur) nastává mikrobiální kompetice o živiny mezi organismy, které se živí špatně rozložitelnou SOM a organismy specializovanými na rozklad čerstvé organické hmoty (Fontain et al., 2003). Jelikož se charakteristika půdní organické hmoty a dostupnost látek v čase mění, většina půdních mikroorganismů je neaktivních a čeká na vstup lehce rozložitelné organické hmoty, který je impulzem pro rapidní zvýšení jejich aktivity a růstu jejich populací (Stenström et al., 2001). Zvýšení obsahu lehce dostupného uhlíku podporuje půdní respiraci a tím pádem zvýšení produkce CO<sub>2</sub>. Namnožení populace bakterií vede k vyššímu uplatnění jejich predátorů. K těm patří především heterotrofní flageláti, kteří jsou požíráni většími ciliáty (Foissner, 1999). V tomto procesu se výrazně uplatňuje mikrobiální smyčka. Stechiometrický poměr C:N:P v biomase bakterií je srovnatelný s poměrem v tělech prvoků, kteří však většinu získaného uhlíku přeměňují na energii a nezabudovávají ji do svých těl. Nadbytečný dusík a fosfor je poté vyloučen. Zvyšuje se množství dostupného dusíku pro rostliny a zároveň i dostupnost živin potřebných pro další růst bakteriálních společenstev (Bonkowski et al., 2000). V tomto koloběhu se uplatňují i ostatní zástupci půdní fauny, především hlístice a žížaly. Rozklad je podpořen enzymy hlístic a bakterií (viz obr. 3).



**Obr. 6:** Mikrobiální smyčka a ostatní interakce v rhizosféře. Převzato z (Bonkowski et al., 2000).

## 2.4. Hlavní faktory ovlivňující rychlost dekompozice

Dekompoční rychlost je ovlivňována řadou faktorů. Biologické faktory, zvláště působení mikroorganismů, jsou podmíněny chemickým složením půdní organické hmoty a opadu, pH, teplotou a vlhkostí. Hlavním činitelem řídícím dekompozici globálně i regionálně jsou klimatické podmínky. V menším měřítku mají větší vliv půdními mikroorganismy a chemické složení opadu (Aerts, 1997). Rychlost dekompozice opadu lze v suchozemských ekosystémech hrubě odhadnout z celkového odparu. Vliv klimatických podmínek může na rychlost rozkladu listového opadu působit přímo prostřednictvím teploty a vlhkosti, nebo nepřímo svým vlivem na chemické složení opadu (Aerts, 1997). Variabilita rychlosti dekompozice opadu je mezi jednotlivými ekosystémy za různých klimatických podmínek velmi různorodá. Stále není zcela jasné, jaké faktory jsou přednostní při odhadu globálního rozkladu opadu (Zhang et al. 2008).

### 2.4.1. Chemické složení opadu

Struktura a množství biomasy mikrobiální populace se výrazně mění v závislosti na kvantitě a chemické kvalitě vstupujícího listového opadu (Jørgensen et al., 2008). Zároveň

se také mění schopnost mikrobiálních společenstev zpracovávat čerstvou organickou hmotu, která je hnacím motorem dekomposice. Rychlost dekomposice závisí především na stechiometrickém poměru C:N, obsahu ligninu, fosforu a poměru ligninu a dusíku (Zhang et al. 2008).

Uhlík není limitujícím prvkem v půdě, avšak jeho dostupnost se mění se složením opadu. Nejdostupnější je pro mikroorganismy uhlík ve formě jednoduchých řetězců; například uhlík vylučovaný kořeny ve formě kořenových exsudátů (Bonkowski et al., 2000). Převážná část uhlíku v opadu je obsažena ve formě celulózy a ligninu. Tyto formy jsou pro mikroorganismy hůře dostupné. Množství fosforu je limitujícím faktorem mikrobiálních společenstev pouze některých ekosystémů (Scheu, 1990). V biomase se nachází především v nukleových kyselinách (Berg a McClaugherty, 2008). Poměr C:N hraje důležitou roli z hlediska rychlosti dekomposice listového opadu, přičemž lze obecně říci, že rychlost dekomposice klesá s rostoucím poměrem C:N. Podobně to platí u poměru ligninu a dusíku (Zhang et al., 2008). Obsah ligninu v některých typech opadu může být dobrým prediktorem rychlosti dekomposice. Tento fakt neplatí u opadu s nízkým obsahem ligninu (Aerts, 1997). Obsah ligninu v různých fázích rozkladu závisí na místních klimatických podmínkách, přičemž jeho koncentrace je vyšší v oblastech s vyšší teplotou a vlhkostí (Coûteaux et al. 1995). Dekompoční rychlost je přímo úměrná obsahu dusíku v opadu (Hättenschwiler and Gasser 2005), avšak některé studie prokázaly i neutrální a negativní vliv přidaného dusíku (Knorr et al., 2005). To je důvodem, proč je v současnosti navrženo několik teorií rozkladu SOM. Jedná se například o teorii kometabolismu, teorii posunu mikrobiálních společenstev, mikrobiální aktivaci, preferenční využití substrátu a soutěž o minerální živiny v rhizosféře (Chen et al., 2014). Pokud jde o dopady dostupnosti živin, soupeří mezi sebou dvě hlavní hypotézy (Craine et al., 2007). První z nich je teorie stechiometrického rozkladu, podle které je mikrobiální aktivita nejvyšší a míra rozkladu maximální, pokud vstup uhlíku a dusíku stechiometricky souhlasí s mikrobiálními požadavky (Hessen et al., 2004). Teorie těžby mikrobiálního dusíku naopak tvrdí, že mikroorganismy dobývající dusík využívají lehce dostupný uhlík jako zdroj energie k rozkladu špatně rozložitelných organických látek bez ohledu na to, kolik dusíku obsahuje. Tyto dvě hypotézy tedy předpokládají opačný účinek vstupujícího dusíku. Oba výše uvedené mechanismy jsou však provázány podmínkou dostupnosti organického uhlíku (Chen et al., 2014).

Celkový obsah dusíku v půdě je často udáván v souvislosti s obsahem půdního humusu. Z lokálního hlediska je primární produktivita často ovlivněna dusíkem z geologických zdrojů (Thompson et al., 2001). Dusík je limitujícím faktorem ve většině lesů mírného pásma a jeho hromadění v lesních půdách prostřednictvím depozice může způsobit značné změny ve struktuře ekosystémů a jeho funkcích (Falkengren-Grerup a SchötteIndreier, 2004), dochází například



k acidifikaci půdy, vyluhování dusičnanů a ztrátě biologické rozmanitosti (Chen et al., 2014). Množství dusíku v půdě je závislé na rostlinném pokryvu (Zhang et al., 2008). Koncentrace dusíku v listovém opadu se obvykle pohybuje v rozmezí od 0,2 až 0,3%. V dřevnatých strukturách jsou tyto hodnoty často velmi nízké a pohybují se kolem 0,02% (Berg a McLaugherty, 2008). Dusík silně ovlivňuje koloběh podzemního uhlíku díky jejich blízké interakci (Janssens et al., 2010). Za půdu dostatečně zásobenou dusíkem lze považovat poměr C:N do 15-18. Za půdy s vysokou mikrobiální aktivitou jsou považovány rendziny a černozemě, u kterých se udává C:N poměr kolem 10. Na stanovištích chudých na živiny rostliny produkují hůře rozložitelný opad s vysokým poměrem C:N a vyšším obsahem špatně rozložitelných látek, což zpomaluje koloběh živin. Naopak je to na stanovištích na živiny bohatých, kde je dekompozice zrychlována. (Aerts and de Caluwe 1997).

#### **2.4.2. Teplota a vlhkost**

V počáteční fázi dekompozice má největší vliv chemické složení rostlinného opadu tam, kde převládají příznivé podmínky. Klimatické podmínky naopak převažují v oblastech nepříznivých povětrnostních a teplotních podmínek (Coûteaux et al. 1995). Pokud není limitujícím faktorem vlhkost (s výjimkou trvale zamokřených půd), je hlavní hnací silou rychlosti dekompozice teplota, která je globálně závislá na zeměpisné šířce a nadmořské výšce, regionálně pak na reliéfu krajiny (orientace svahu atd.).

V podmínkách snížené dostupnosti vody se důsledkem vodního stresu a dehydratace snižuje mikrobiální aktivita (Begon et al., 2006). Snížení vlhkosti redukuje mobilitu látek, které se prostřednictvím difuze dostávají k mikrobiálnímu společenstvu. Suché prostředí může měnit složení mikrobiální komunity, přičemž houby jsou k suchu více tolerantní než bakterie (Hendrix et al., 1986). V klimatických podmínkách s velkými výkyvy vlhkosti může střídání mokrých a suchých cyklů stimulovat mikrobiální činnost (Cornejo et al., 1994). Výkyvy půdní vlhkosti a teploty jsou spojovány především s oblastmi aridních a semiaridních ekosystémů, kde se projevuje kolísání v rychlosti dekompozice a mineralizace (Jørgensen et al., 2008).

V půdách s nadměrnou vlhkostí dochází ke snížení množství dostupného kyslíku, který je potřebný během procesu dekompozice. Tento jev je typický v mokřadních půdách, kde je dekompozice v podstatě inhibována. V anaerobních podmínkách kyselých převlhčených ekosystémů vznikají rašelinné půdy s vysokým poměrem C:N kolem 50-60. Akumulovaný uhlík v biomase rašeliny je odhadován na 270 až 600 Gt C (McGuire et al., 2009). Rašeliniště jsou silným zdrojem methanu vstupujícího do atmosféry (20–45 Mt CH<sub>4</sub> ročně). Hlavní plocha rašelinišť pokrývá 4 000 000 km<sup>2</sup> souše Severní Ameriky a Eurasie (MacDonald et al., 2006).

Nízká teplota konzervuje obrovské množství uhlíku v rašeliništích permafrostu. Až jedna třetina severních rašelinišť leží v podmínkách trvale zmrzlé půdy (Smith et al., 2007). Půda permafrostu obsahuje množství uhlíku blížící se jeho množství ve všech netrvale zmrzlých půdách (Tarnocai et al., 2009). Uvolnění uhlíku z permafrostu v podobě CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> by mohlo v důsledku zvyšování průměrných teplot vést k dalšímu urychlení klimatických změn.

Vliv půdní vlhkosti je modulován i dalšími faktory. V boreálních lesích, které jsou energeticky omezeným prostředím, nemusí vyšší vlhkost nutně vést k vyšší míře dekomposice.

### **2.4.3. Půdní pH**

Důležitým faktorem, který má vliv na dekomposici, je půdní pH. Půdní reakce patří k základním vlastnostem, které hodnotí stav půdy. Hodnoty půdního pH významně ovlivňují množství biomasy a složení mikrobiálního společenstva (Jenkinson et al., 1979). Klesání pH, které může být způsobeno například kyselým opadem, kořenovými exsudáty, zvětráváním hořčíku a vápníku v počátečních fázích sukcese aj., způsobuje vysoký nárůst acidofilních organismů a ostatní druhy v půdním společenstvu jsou redukovány, nebo úplně mizí (Williams et al., 2013), výrazně se také snižuje mikrobiální biomasa (Jenkinson et al., 1979). Po přidání vápna se mikrobiální činnost a biomasa významně zvyšují (Carter, 1986). Kromě přímého vlivu na mikrobiální společenstva působí pH nepřímo tak, že ovlivňuje rozpustnost, a tak i dostupnost jednotlivých živin (Berg a McClaugherty, 2008) a mobilitu toxických prvků, které mohou významně narušovat půdní společenstva. Na změnu pH může mít vliv i samotný dekomposiční proces; pH se totiž může snižovat v důsledku uvolněného oxidu uhličitého a následného vzniku kyseliny uhličitě (Berg a McClaugherty, 2008). Vyšší pH podporuje rychlost fixace dusíku, při nízkém pH je proces velmi pomalý. Při vyluhování opadu za nízkého pH dochází kromě vyplavování látek rozpustných ve vodě také k ochuzování o záporně nabitě sloučeniny, např. fenoly a vyšší mastné kyseliny (Berg a McClaugherty, 2008).

## **2.5. Metody měření dekomposice**

Výzkumné techniky pro studium dekomposice můžeme rozdělit na metody *in situ* a metody v laboratorních podmínkách. Nicméně řada metod může být použita s drobnými úpravami v obou těchto případech, avšak interpretace výsledků se mezi nimi může významně lišit (Berg a Laskowski, 2005). Výhodou laboratorních podmínek je možnost vyloučení působení některých faktorů, například změn vlhkosti a teploty, náhodné působení organismů atd.

Vzhledem k velkému množství metod a nejrozličnějším odchylkám v jejich metodice jsou uváděny jen některé techniky.

Nejpoužívanější technikou měření dekompozice v terénu je metoda opadových sáčků (litterbag method), poprvé použita a popsána Borockem a Gilbertem v roce 1957 (Carter a Gregorich, 2006). Metoda opadových sáčků se používá pro stanovení míry dekompozice v důsledku biologické činnosti (Carter a Gregorich, 2006). Metoda je výhodná především při stanovení počáteční fáze dekompozice. Pro lepší výsledky je dobré studovat proces po delší dobu, která závisí na typu opadu, lokálním klimatu a charakteru ekosystému (Berg a Laskowski, 2005). Opad o známé hmotnosti a chemickém složení je uzavřen do sáčků, které nepodléhají rozkladu. Opadový sáček by měl obsahovat menší množství materiálu od jednoho do deseti gramů. Větší množství opadu by mohlo způsobit vznik polštáře opadu, takže nedochází k dokonalému dotyku půdy a opadu (Berg a Laskowski, 2005). Důležitá je velikost ok materiálu, ze kterého je sáček vyroben, jelikož ovlivňuje přístup fauny působící na opad. K vyloučení mikroarthropodů, kteří by mohli mít zkreslující vliv na mikrobiální aktivitu, může být použit naftalen (Blair et al., 1989, Cotrufo et al., 2014). Větší typ ok může vést ke ztrátě materiálu, která by mohla být mylně považována za úbytek dekompozicí (Vossbrinck et al., 1979). Nevýhodou této metody může být změna biologické aktivity v důsledku rozdílného mikroklimatu uvnitř sáčku (Bradford et al., 2002). Sáčky jsou náhodně rozmístěny v různých vzdálenostních intervalech a na různých plochách do substrátu. Po určitém časovém intervalu je u obsahu sáčků zjištěna změna chemického složení a úbytek hmotnosti (Berg a Laskowski, 2005). Koeficient rychlosti dekompozice je vypočítán z exponenciální rozkladové rovnice:

$$k = \frac{\ln \frac{W_t}{W_0}}{t}$$

**W<sub>t</sub>** - konečná hmotnost opadové sušiny, **W<sub>0</sub>** - počáteční hmotnost sušiny, **t** - doba trvání pokusu, **k** - koeficient rychlosti dekompozice.

Rychlost dekompozice může být také měřena mimo prostředí metodou mikrokosmu. Schránka mikrokosmu obsahuje půdu a opad s živočichy, kteří se vyskytují ve zkoumaném systému. Nádobu je překryta ze spodní a horní strany síťovinou. Tuto metodu měření lze využít především při zkoumání okamžité rychlosti dekompozice (Berg a Laskowski, 2005).

Metody mikrokosmu a opadových sáčků splňují celou řadu předpokladů pro výzkum dekompozice, jsou však založeny na ztrátě hmoty z opadu a nezohledňují fakt, jak k této ztrátě dochází. Například látky vyluhované z opadu se nemusí rozkládat okamžitě po vyplavení, což může mít za následek rozdílné hodnoty v míře dekompozice měřené jako hmotnostní ztráty

(Berg a Laskowski, 2005). Výsledky vycházející z metody opadových sáčků mohou být také ovlivněny výkaly půdních bezobratlých, prorůstajícími kořínky rostlin, minerálními částicemi, které jsou přepravovány na tělech půdních živočichů. Významný vliv mohou mít také srážky. Je tedy jisté, že tyto metody jsou nepřesné, ale nejsme schopni odhadnout odchylku podcenění, nebo přecenění dekomposice (Berg a Laskowski, 2005). V tomto ohledu je nejpresnější metoda respirometrie, která zohledňuje všechny pochody.

Metoda respirometrie využívá měření uvolněného  $\text{CO}_2$  během dekomposice (Roppola et al., 2008). Obecně platí, že tyto technika může být klasifikována buď jako uzavřená (statická) nebo průtoková (dynamická). Za statickou respirometrii je považována metoda, při které je vzorek uzavřen ve vzduchotěsné nádobě a poměr koncentrací oxidu uhličitého se mění v čase, nebo se hromadí v hydroxidu draselném, hydroxidu vápenatém nebo v hydroxidu sodno-vápenatém. Během průtokové metody je vzduch čerpán konstantní rychlostí přes inkubační komoru a dochází k analýze vstupní a výstupní koncentrace (Berg a Laskowski, 2005). V současnosti je tato metoda používána i v podmínkách *in situ*, za pomoci přenosných průtokových respirometrů. Metodou respirometrie lze měřit přesné množství mineralizované hmoty, jelikož oxid uhličitý je konečným produktem mineralizace všech organických sloučenin (Berg a Laskowski, 2005). Použitím této metody lze měřit okamžité množství mikrobiální respirace, tedy okamžité množství uhlíku mineralizovaného za jednotku času (Berg a Laskowski, 2005). Problémem může být zkreslení v důsledku činnosti kořenů rostlin. Množství oxidu uhličitého uvolňovaného mikrobiální činností odpovídá mineralizaci organické hmoty, ale oxid uhličitý uvolňovaný kořeny nemá s procesem dekomposice souvislost (Berg a Laskowski, 2005). Tuto možnost lze vyloučit použitím metody v laboratorních podmínkách.

Poměrně novou metodou je značkování opadu izotopem uhlíku  $^{13}\text{C}$  (Lening et al., 2012) nebo použití izotopu dusíku  $^{15}\text{N}$ . Možností je například pěstování rostlin v atmosféře  $^{13}\text{CO}_2$  nebo substrátech se zdrojem dusíku  $^{15}\text{N}$ . Poté můžeme snadno určit obecnou míru rozkladu uhlíku, nebo lépe popsat koloběh dusíku v ekosystémech (Berg a Laskowski, 2005). Oba izotopy mohou být také použity ve studiích jejich antropogenních vlivů, jako je znečištění nebo změna klimatu. Nerozložený materiál lze využít k výpočtu skutečné míry mineralizace a popisu dynamiky uhlíku (Lening et al., 2012) a dusíku (Philpott et al., 2014). Tato technika je u srovnávacích studií velmi přesná a průkazná (Berg a Laskowski, 2005).

### 3. Vlastní projekt

#### 3.1. Úvod a hlavní otázky

Práce se zabývá vlivem stechiometrie opadu (Poměrem C, N, P) na rychlost dekomposice. Hlavní hypotézou je, že u listového opadu s nízkým poměrem C:N se zpočátku projeví vysoká míra dekomposice, která souvisí s nástupem tzv. r-stratégů. Poté, co dojde k vyčerpání lépe dostupné organické hmoty, se začnou projevovat tzv. K-stratégové, kteří rozkládají hůře dostupnou organickou hmotu. Jejich činnost však bude limitována předchozím působením r-stratégů, proto bude míra dekomposice výrazně nižší. V listovém opadu s vysokým poměrem C:N se budou již od počátku ve vysoké míře uplatňovat K- stratégové. Míra dekomposice bude zpočátku nižší, než u opadu s nízkým poměrem C:N, ale bude probíhat pozvolna, proto by měla být průměrná hodnota dekomposice vyšší, než u opadu s nízkým C:N.

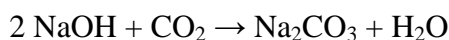
Rychlost dekomposice je měřena množstvím vzniklého oxidu uhličitého během respirace (viz Metody měření dekomposice). Úbytek organické hmoty je přímo úměrný hodnotě respirace, tzn. čím vyšší je míra respirace, tím vyšší je míra dekomposice. Předpokladem je, že hlavním faktorem ovlivňujícím dekomposiční rychlost ve stanovených podmínkách je poměr C:N. Množství obsaženého fosforu je důležité především pro zjištění, zda dekomposice není limitována touto živinou.

### 3.2. Metodika

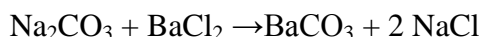
#### Stanovení respirace listového opadu:

Měření probíhalo po dobu 800 dní. Délka inkubace vzorků mezi měřeními byla jeden týden. Použity byly vzduchotěsné nádoby o objemu 150ml. Jako substrát byl použit křemenný písek o hmotnosti 5g. Listový opad byl nasbírán z opadoměrů (plastových sítí zavěšených ve vzduchu) tak, že v přírodě již prošel prvotní fází vyluhování. Opad pocházel z následujících druhů: olše lepkavé (*Alnus glutinosa*), dubu letního (*Quercus robur*), borovice lesní (*Pinus sylvestris*), kombinace borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a břízy bělokoré (*Betula pendula*), vrby jívy (*Salix caprea*) a třtiny křovištní (*Calamagrostis epigejos*). Opad byl rozstříhán na menší kousky (cca. 4x4 mm) a vložen do polyesterových sáčků. Hmotnost opadu v každém sáčku byla 0,5 g. Sáčky byly poté na 24 hodin namočený do vody a následně vloženy do nádob s pískem.

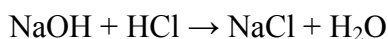
Vlastní měření dekomposice bylo prováděno statickou respirometrickou metodou. Ke zjištění uvolněného oxidu uhličitého byla použita titrační metoda (Berg a Laskowski, 2005). Uvolněný CO<sub>2</sub> byl absorbován ve 3ml 0,5 M NaOH.



Po ukončení inkubace NaOH byl kalíšek vylit a následně vypláchnut destilovanou vodou do kádinky. Absorbovaný oxid uhličitý ve formě Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> byl převeden na BaCO<sub>3</sub> přidávkem 2ml 12,5% roztoku BaCl<sub>2</sub>.

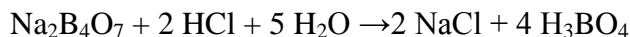


Do roztoku byl jako indikátor neutralizace přidán fenolftalein. Titrací 0,05M HCl (normovaný faktor 10,38) bylo následně zjištěno nadbytečné množství NaOH. Titrace byla prováděna do doby, než se fialová barva změnila přes růžovou na průhlednou. Stejný postup byl použit u slepého vzorku.



Ke stanovení faktoru roztoku kyseliny chlorovodíkové byla použita titrační metoda známého množství (0,2 g) tetraboritanu sodného (Na<sub>2</sub>B<sub>4</sub>O<sub>7</sub>) použitou HCl. Jako indikátor byla

přidána methylořanž. Titrace probíhala do doby, než se oranžová barva změnila na tmavě oranžovou až červenou.



Výpočet:

$$R = \frac{(X_s - X_v) \cdot 6005 \cdot \text{mol}}{7 \cdot 24}$$

R ..... respirace v  $\mu\text{g C-CO}_2 / \text{h} \cdot \text{microkosm}$

Xs ..... spotřeba HCl na titraci slepého vzorku v ml

Xv ..... spotřeba HCl na titraci vzorku v ml

mol ..... přesná koncentrace roztoku HCl v  $\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$

6005 ..... přepočtový koeficient

Chemické složení opadu:

Jednotlivé typy listového opadu byly podrobeny analýze na obsah fosforu, dusíku a uhlíku (viz tab. 1). Použitou metodou pro stanovení C a N byla elementární analýza. Obsah C a N byl stanoven ve vzorcích jemně nadrcené sušiny rostlinného opadu na CHN analyzátoru EA 1108, Carlo Erba Instruments. Vzorky byly baleny v cínových kapslích a váženy na mikrováhách Mettler Toledo s přesností na 0,001 mg.

Měření fosforu bylo prováděno metodou semimikrostanovení fosforu (Zbírál et al., 2010). Vzorek byl zmineralizován kyselinou dusičnou a zředěnou kyselinou chloristou. Mineralizací a hydrolýzou byly převedeny všechny formy fosforu na rozpuštěné orthofosforečnany. Orthofosforečnany tvoří v kyselém prostředí s molybdenanem amonným a vinanem antimonodraselným komplex stechiometrického složení  $\text{PSb}_2\text{Mo}_{10}\text{O}_{40}$ . Ten je redukován kyselinou askorbovou za vzniku fosfoantimolybdenanové modři, jejíž koncentrace byla stanovena po deseti minutách stání absorpční spektrofotometrií. Intenzita modrého zbarvení byla měřena na spektrofotometru při vlnové délce 889nm.

### 3.3. Výsledky

Dle hodnot chemické analýzy opadu (viz tab. 1) byly nejvýraznější rozdíly předpokládány u listového opadu z borovice (C:N 109,64) a opadu z olše (C:N 32,80). Opad z borovice také obsahuje relativně malé množství fosforu ( $323 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) v porovnání s ostatními listovými opady; u jehlic je zároveň snížena plocha a tím i dostupnost biomasy, což by mohlo míru respirace ještě snížit. Druhou nejvyšší počáteční míru respirace předpokládáme u listového opadu z dubu (C:N 37,09), jehož opad obsahuje poměrně vysoké množství fosforu ( $1017,88 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ).

	CN	C	Směrodatná	N	Směrodatná	P	Směrodatná	NP
		%	odchylka	%	odchylka	$\text{mg kg}^{-1}$	odchylka	
Olše (A)	32,80	46,64	0,40	1,43	0,10	964,46	0,10	14,30
Dub (Q)	37,09	44,18	0,89	1,20	0,09	1017,88	0,14	11,99
Vrba (S)	50,27	42,52	1,16	0,85	0,07	746,19	0,07	8,54
Třtina (L)	59,58	37,02	0,09	0,62	0,01	592,47	0,05	6,22
Borovice-Bříza (PN-B)	89,33	48,28	0,06	0,59	0,16	1307,49	0,31	5,86
Borovice (PN)	109,64	49,40	0,05	0,45	0,01	323,96	0,10	4,51

Tab. 1: poměr C:N, obsah C, N a P (průměr a směrodatná odchylka) a NP poměr.

Signifikantní rozdíly v rychlosti respirace byly zaznamenány během prvních 35 dnů (viz tab. 2). V tomto časovém úseku byla podle očekávání nejvyšší respirace prokázána u listového opadu z olše ( $10,82 \mu\text{g C CO}_2 / \text{h} \cdot \text{microkosm}$ ). Nejnižší průměrná respirace byla naměřena

u opadu z borovice ( $5,13 \mu\text{g C CO}_2 / \text{h} \cdot \text{microkosm}$ ), což relativně dobře odpovídá hypotéze. Oproti očekávání byla druhá nejvyšší průměrná respirace, která se blížila respiraci olše, naměřena u opadu z vrby ( $10,71 \text{ C CO}_2 / \text{h} \cdot \text{microkosm}$ ), ačkoli bychom to čekali u opadu z dubu, který respiroval nepoměrně méně ( $7,18 \text{ C CO}_2 / \text{h} \cdot \text{microkosm}$ ). Během tohoto časového úseku došlo dle předpokladu k výraznému snížení respirační křivky (viz obr. 7).

Statisticky homogenními skupinami byly vzorky olše a vrby, jejichž míra respirace vykazovala nejvyšší shodu. Opad borovice s nimi nevykazoval žádné společné znaky průběhu



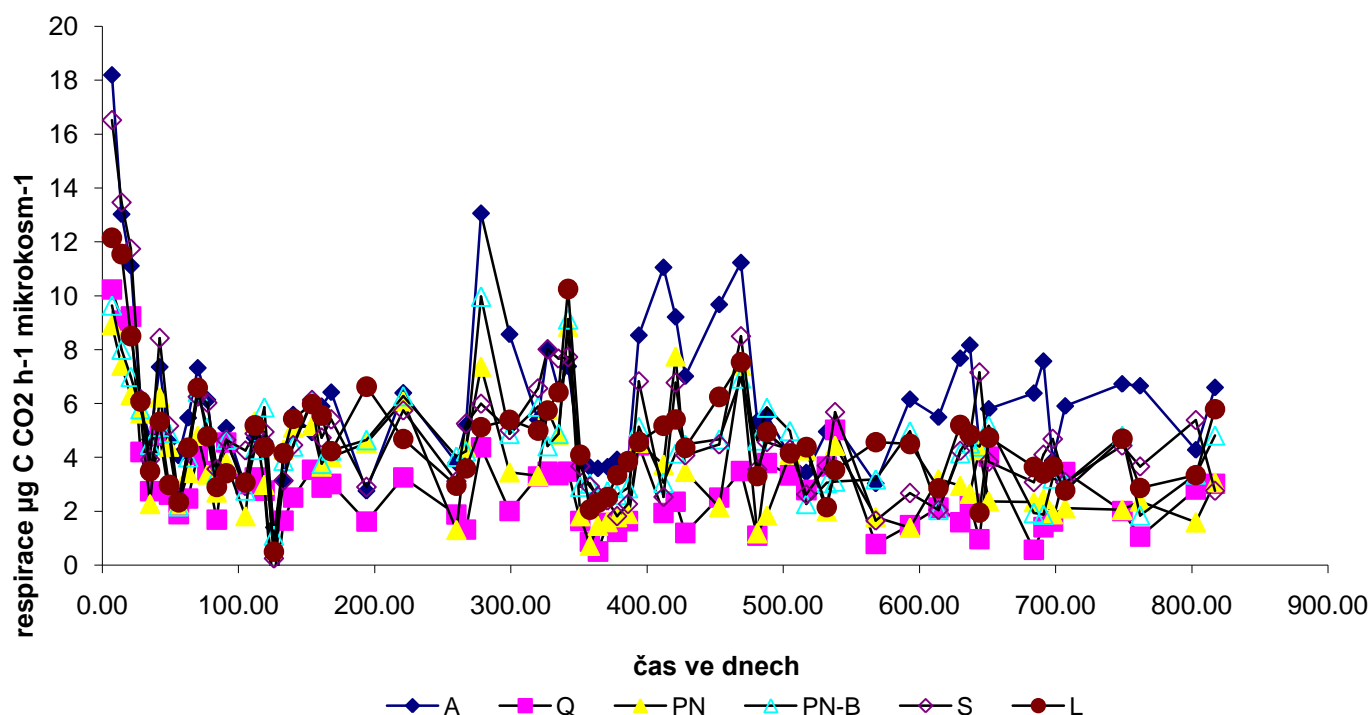
respirace. Na rozhraní těchto dvou skupin (vykazují společné znaky průběhu s oběma těmito skupinami) leží opad z dubu, borovice-břízy a třtiny (viz homogenní skupiny tab. 2).

Výsledky během celé doby měření (800 dní) se od sebe výrazně neliší (nejdou signifikantní). Míra respirace zůstala nejvyšší u vzorků olše (6,53  $\mu\text{g C CO}_2 / \text{h} \cdot \text{microkosm}$ ) a vzorků z vrby (5,37  $\mu\text{g C CO}_2 / \text{h} \cdot \text{microkosm}$ ). Což vylučuje hypotézu. Došlo k výraznému snížení respirace opadu z dubu (3,03  $\text{C CO}_2 / \text{h} \cdot \text{microkosm}$ ), což je více než dvojnásobné snížení respirace.

Kolísání respirace (viz obr. 7) bylo s nejvyšší pravděpodobností způsobeno změnami teploty, jelikož jednotlivé vzorky nebyly inkubovány v konstantních teplotních podmínkách.

	Celých 800 dní	Směrodatná odchylka	Prvních 35 dní	Směrodatná odchylka	Homogenní skupiny
Olše (A)	6,53	2,42	10,82	2,7	a
Dub (Q)	3,03	1,37	7,18	1,92	ab
Vrba (S)	5,37	2,63	10,71	2,19	a
Třtina (L)	4,5	3,01	7,41	3,55	ab
Borovice-Bříza (PN-B)	4,82	2,18	7,32	1,96	ab
Borovice (PN)	3,16	1,15	5,13	1,27	b
Repeated measurement ANOVA					
	F	p	F	p	
typ opadu	1,28508	0,307484	3,0548	0,03046	
čas	65,97437	0	162,6985	0	

Tab. 2: průměrná respirace ( $\text{C CO}_2 / \text{h} \cdot \text{microkosm}$ ) a jejich směrodatná odchylka během celé doby pokusu a během prvních 35 dnů. Výsledky repeated measurement ANOVA. Pokud je ANOVA pro typ opadu signifikantní jsou uvedeny výsledky post hoc testu (LSD,  $p < 0.05$ ), statistiky homogenní skupiny jsou označeny stejnými písmeny.



Obr. 7: Průběh průměrné respirace jednotlivých treatmentů během pokusu ( $\mu\text{g C CO}_2 / \text{h} \cdot \text{microkosm}$ ).

Ačkoli se během měření respirace mezi jednotlivými typy opadu prokázaly významné rozdíly a určité společné znaky, nemůžeme s jistotou určit, jaké faktory míru respirace ovlivnily. Můžeme však konstatovat, že závislost na poměru C:N byla během pokusu prokázána, s výjimkou listového opadu z dubu. Nebyla potvrzena hypotéza, že by v pozdějších fázích dekompozice došlo k intenzivnější dekompozici opadu s nízkým C:N poměrem. Míra respirace vzhledem poměru C:N zůstala závislá na jeho hodnotě po celou dobu měření, což je dobře patrné na signifikantním ( $p < 0,05$ ) koeficientu mezi C:N a rychlostí dekompozice ( $r = 0,930$ ), podobně tak byl signifikantní i vztah mezi rychlostí dekompozice a NP poměrem ( $r = 0,914$ ).

Rozdílné hodnoty respirace napovídají určitému vlivu chemického složení opadu na rychlost a dynamiku průběhu dekompozice. Nejprekvapivější byla míra respirace u dubového opadu, ačkoli C:N poměr byl u tohoto typu opadu poměrně nízký.

Tento výsledek by mohl být do jisté míry ovlivněn rozdílnou strukturou listů, rozdílným pH a obsahem jiných neměřených látek, které by mohly mít výrazný vliv na složení mikrobiální populace a tím i míru dekompozice.

Výsledky ukazují, že C:N negativně koreluje s rychlostí dekompozice po celou dobu sledování. Nepozorovali jsme žádný posun indikující, že v pozdních fázích dekompozice by C:N ovlivňoval dekompozici opačně.

Výkyvy způsobené změnou teplot by neměly mít výrazný vliv na zkreslení výsledků, jelikož na všechny vzorky působila během inkubace stejná teplota a potřebná data jednotlivých treatmentů mezi sebou byla porovnávána. Předpokladem bylo, že by teplotní rozdíly měly ovlivňovat rychlost dekomposice stejnou měrou.

Měření vzorků stále probíhá a je možné, že hypotéza bude potvrzena v pozdějších fázích dekomposice.

## 4. Závěr

### 4.1. Závěr literárního přehledu

- Rozkladem půdní organické hmoty se do atmosféry dostává velké množství uhlíku, především ve formě oxidu uhličitého a methanu. Současně probíhají stabilizační procesy, během kterých je uhlík v půdě ukládán např. ve formě humusu a ostatních stabilních organických látek. Množství půdního uhlíku je přibližně dvakrát až třikrát větší, než množství uhlíku v atmosféře.
- Mikrobiální činnost řídí uvolňování živin a jejich dostupnost pro jiné organismy, čímž je umožněna celková produkce ekosystému. Mikroorganismy jsou dominující složkou rostlinného opadu a tvoří primární dekompository v boreálních a mírných lesích. Početnost a struktura mikrobiálních populací je proměnná, závislá na množství a chemické kvalitě vstupujícího rostlinného opadu.
- Z pohledu dekomposice je výhodné dělení mikroorganismů na r- strategy a K-strategy. Rychlost dekomposice je vyšší u r- strategy, kteří jsou však limitováni lehce dostupnou organickou hmotou, a proto převažují v iniciální fázi dekomposice listového opadu. K- strategy mají pomalejší růst a dominují v opadu s hůře dostupnými organickými živinami. Rychlost dekomposice s jejich působením výrazně klesá.
- Hlavním faktorem, který ovlivňuje chemické složení a množství vstupujícího opadu, jsou klimatické podmínky. Kvalita opadu je tímto způsobem ovlivněna nepřímo, jelikož teplota a vlhkost modulují složení mikrobiální komunity, koloběh látek, jejich dostupnost atd. Složení rostlinného pokryvu a obsah látek v jednotlivých typech rostlinného opadu jsou pak závislé na těchto faktorech.
- Dusík je nepostradatelnou živinou pro mikrobiální, živočišná i rostlinná společenstva, silně ovlivňuje koloběh půdního uhlíku. Důležitým ukazatelem kvality opadu je poměr C:N, přičemž čím nižší tato hodnota je, tím je opad pro rychlost dekomposice příznivější. Rostliny rostoucí na místech s nízkým obsahem živin produkují špatně rozložitelný opad s vysokým poměrem C:N, což zpomaluje koloběh živin a míru dekomposice. Na stanovištích s vysokým obsahem živin je tomu opačně.

- Nedostupnost fosforu výrazně limituje rostlinný růst i růst mikrobiálních společenstev, které jsou hnacím motorem dekompozice ve většině ekosystémů. Fosfor je však limitujícím prvkem jen v některých půdních ekosystémech.
- Dostupnost uhlíku, který není limitujícím prvkem v půdě, je závislá na složení opadu. Snadno dostupnou formou uhlíku jsou např. sacharidy nebo kořenové exsudáty, které výrazně podporují činnost a růst mikrobiálních společenstev a jejich vstup může vést k priming efektu a vzniku mikrobiální smyčky. Převážná část uhlíku v rostlinném opadu se objevuje ve formě celulózy, hemicelulózy a ligninu, které jsou pro mikroorganismy špatně dostupné. K jejich rozkladu jsou třeba specializované enzymy, kterými disponují především houby a také některé bakterie.

#### **4.2. Závěr vlastního projektu**

- Získaná data byla signifikantní pouze v počáteční fázi dekompozice, a to během prvních 35 dnů. V této době došlo k rapidnímu poklesu respirační křivky v důsledku rychlého vyčerpání dobře dostupných živin.
- Došlo k předpokládaným projevům zvýšené míry dekompozice u opadu s nejnižším poměrem C:N, kterým byla olše. Nejnížší míra dekompozice byla pozorována u opadu s nejvyšším poměrem C:N, kterým byl opad z borovice.
- Hypotéza nebyla potvrzena v pozdější fázi dekompozice, jelikož hodnoty průměrné respirace zůstaly až na výjimky nejvyšší u opadu s nízkým C:N a nejnižší u opadu s vysokým C:N.

## 5. Literatura

Aerts R., 1997: Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship, *Oikos* 79: 439-449.

Aerts, R., de Caluwe, H., 1997: Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species, *Ecology* 78: 244-260.

Austin, A. T., Vivanco, L., 2006: Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation, *Nature* 442: 555-558.

Bauhus, J., Barthel, R., 1995: Mechanisms for carbon and nutrient release and retention in beech forest gaps. II. The role of soil microbial biomass. *Plant and Soil* 168-169, 585-592.

Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R., 1997: *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*, 1. vyd., Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, 979 str., ISBN 80-7067-695-7.

Begon, M. Townsend, C. R., Harper, J. L., 2006: *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, 4. ed., Blackwell Publishing, Oxford, 752 pp, ISBN 978-1-4051-1117-1.

Berg, B., 2000: Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133: 13-22.

Berg, B., Laskowski, 2006: *Litter decomposition: A guide to carbon and nutrient turnover*, Elsevier Academic Press, San Diego, 447 pp, ISBN 0-12-013938-3.

Berg, B., Laskowski, R. 2005: Methods in studies of organic matter decay. In: Berg, B., Laskowski, R. *Litter decomposition: A guide to carbon and nutrient turnover*, Volume 38 (*Advances in Ecological Research*). Academic Press, pp. 291-331.

Bernier, N., 1998: Earthworm feeding activity and development of the humus profile, *Biology and Fertility of Soils* 26: 215–223.

Blair, J. M., Crossley, D. A., Jr. and Rider, S., 1989: Effects of naphthalene on microbial activity and nitrogen pools in soil-litter microcosms, *Soil. Biology and Biochemistry* 21: 507–510.

Bogatyrev, L., Berg, B., Staaf, H., 1983: Leaching of plant nutrients and total phenolic substances from some foliage litters. *Swedish Coniferous Forest Project* 33: pp. 1-57.

Bonan, G. B., Shugart, H. H., 1989: Environmental factors and ecological processes in boreal forests, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 1–28.

Bonkowski, M., Cheng, W., Griffiths, B. S., Alphei, J., Scheu, S., 2000: Microbial-faunal interactions in the rhizosphere and effects on plant growth, *European Journal of Soil Biology* 36: 135-147.

Bradford, M. A., Tordoff, G. M., Eggers, T., Jones, T. H. and Newington, J. E., 2002: Microbiota, fauna, and mesh size interactions in litter decomposition, *Oikos* 99: 317-323.

- Bragazza, L., Siffi, C., Iacumin, P., Gerdol, R., 2007: Mass loss and nutrient release during litter decay in peatland: The role of microbial adaptability to litter chemistry. *Soil Biology and Biochemistry* 39: 257-267.
- Carter, M. R., 1986: Microbial Biomass and Mineralizable Nitrogen in Solonchic Soils. Influence of Gypsum and Lime Amendments, *Soil Biology and Biochemistry* 18:531-537.
- Carter, M. R., Gregorich, E. G., 2006: *Soil Sampling and Methods of Analysis*, 2. Vyd., CRC Press, Boca Raton, 1264 str., ISBN 978-0-8493-3586.
- Carrillo, Y., Ball, B. A., Bradford, M. A., Jordan, C. F., Molina, M., 2011: Soil fauna alter the effects of litter composition on nitrogen cycling in a mineral soil, *Soil Biology and Biochemistry*, 43(7): 1440–1449.
- Codispoti, L. A., Brandes, J. A., Christensen, J. P., Devol, A. H., Naqvi, S. W. A., Paerl, H. W., and Yoshinari, T., 2001: The oceanic fixed nitrogen and nitrous oxide budgets: Moving targets as we enter the anthropocene, *Sci. Mar.* 65: 85-105.
- Cotrufo, M. F., Soong, J., Vandegehuchte, M. L., Nguyen, T., Denef, K., Shaw, E. A., Sylvain, Z. A., de Tomasel, C. M., Nielsen, U. N., Wall, D. H., 2014: Naphthalene addition to soil surfaces: A feasible method to reduce soil micro-arthropods with negligible direct effects on soil C dynamics, *Applied Soil Ecology* 74: 21-29.
- Coûteaux, M., Bottner, P., Berg, B., 1995: Litter decomposition, climate and litter Quality, *Trends in Ecology and Evolution* 10: 63-66.
- Cornejo, F. H., Verela, A., WrightSource J., 1994: Tropical Forest Litter Decomposition under Seasonal Drought: Nutrient Release, Fungi and Bacteria, *Oikos* 70: 183-190.
- Culliney T. W., 2013: Role of Arthropods in Maintaining Soil Fertility, *Agriculture* 3(4): 629-659.
- Craine, J. M., Morrow, C., Fierer, N. O., 2007: Microbial nitrogen limitation increases Decomposition, *Ecology* 88: 2105–2113.
- Day, T. A., Neale, P. J., 2002: Effects of UV-B radiation on terrestrial and aquatic primary producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 371–396.
- Eriksson, K-E.L., Blanchette, R. A., Ander, P., 1990: Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components, Springer, Berlin Heidelberg New York, 407 pp, ISBN: 978-3-642-46689-2.
- Falkengren-Grerup, U., Schöttelndreier, M., 2004: Vascular plants as indicators of nitrogen enrichment in soils, *Plant Ecology* 172: 51–62.
- Fierer, N., Nemergut, D., Knight R., Craine, J. M., 2010: Changes through time: integrating microorganisms into the study of succession, *Research in Microbiology* 161: 635-642.
- Foissner, W., 1999: Soil protozoa as bioindicators: pros and cons, methods, diversity, representative examples, *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74: 95–112.

- Fontaine, S., Mariotti, A., Abbadie, L., 2003: The priming effect of organic matter: a question of microbial competition, *Soil Biology & Biochemistry* 35: 837–843.
- Frouz, J., 2010: Půda – živý systém. Interakce půdní fauny a mikroflóry a jejich význam pro přeměny organické hmoty v půdě, *Vesmír*. 89: 490.
- Frouz, J., Pižl, V., Cienciala, E., Kalčík, J., 2009: Carbon storage in post-mining forest soil, the role of tree biomass and soil bioturbation, *Biogeochemistry* 94: 111–121.
- Garbulsky, M. F., Filella, I., Verger, A., Peñuelas, J., 2014: Photosynthetic light use efficiency from satellite sensors: From global to Mediterranean vegetation, *Environmental and Experimental Botany* 103: 3-11.
- GLOBE 2007 <http://www.meteocentrum.cz/zmeny-klimatu/sklenikovy-efekt-kolobeh-uhliku.php> (dostupná 27. 7. 2014).
- Hagen-Thorn, A., Varnagiryte, I., Nihlgård, B., Armolaitis, K., 2006: Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species, *Forest Ecology and Management* 228: 33-39.
- Hättenschwiler, S., Gasser, P., 2005: Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 120: 1519-1524.
- Hayes, M. H., Clapp, C. E., 2001: Humic substances: Considerations of compositions, aspects of structure, and environmental influences, *Soil Science* 166: 723–737.
- Hendrix, P. J., Parmelee, R. W., Crossley, D. A., Coleman, D. C., Odum, E. P. and Goffman, P. M., 1986: Detritus food webs in conventional and no-tillage agrosystems, *Bioscience* 36: 374-380.
- Hessen, D. O., Agren, G. I., Anderson, T. R., Elser, J. J., De Ruiter, P. C., 2004: Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry, *Ecology* 85: 1179–1192.
- Chan, KY., 2003: Using earthworms to incorporate lime into subsoil to ameliorate acidity, *Communications in soil science and plant analysis* 34: 985-997.
- Chen, R., Senbayram, M., Blagodatsky, S., Myachina, O., Dittert, K., Lin, X., Blagodatskaya, E., Kuzyakov, Y., 2014: Soil C and N availability determine the priming effect: microbial N mining and stoichiometric decomposition theories, *Global Change Biology* 20: 2356–2367.
- Cheng, W., Coleman, D. C., 1990: Effect of living roots on soil organic matter decomposition. *Soil Biology & Biochemistry* 22, 781-787.
- Ingham, R. E., Trofymow, J. A., Ingham, E. R., Coleman, D. C., 1985: Interactions of Bacteria, Fungi and their Nematode grazers: Effects on nutrient cycling and plant growth, *Ecological Monographs* 55(1): 119-140.
- Janssens, I. A.; Dieleman, W.; Luyssaert, S.; Subke, J.-A.; Reichstein, M.; Ceulemans, R.; Ciais, P.; Dolman, A. J.; Grace, J.; Matteucci, G.; Papale, D.; Piao, S. L.; Schulze, E.-D.; Tang, J.; Law, B. E., 2010: Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition, *Nature Geoscience* 5: 315-322.



- Jenkinson, D. S., 1988: Determination of microbial biomass carbon and nitrogen levels in soils, *Soil Biochemistry*, CAB International, Wallingford, 368-386.
- Jenkinson, D. S., Rayner, J. H. 1977: Turnover of Soil Organic-Matter in Some of Rothamsted Classical Experiments, *Soil Science* 123:298-305.
- Jiang, X., Lixiang, C., Zhang, R., Yan, L., Mao, Y., Yang, Y., 2014: Effects of nitrogen addition and litter properties on litter decomposition and enzyme activities of individual fungi, *Applied Soil Ecology* 80: 108-115.
- Jilkova, V., Šebek, O., Frouz, J., 2012: Mechanisms of pH change in wood ant (*Formica polyctena*) nests, *Pedobiologia* 55: 247–251.
- Jouquet, P., Dauber, J., Lagerlof, J., Lavelle, P., Lepage, M., 2006: Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops, *Applied Soil Ecology* 32(2): 153–164.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M., 1994: Organisms as ecosystem engineers, *OIKOS*, 69: 373-386.
- Jørgensen, S. E., Fath, B. D. et al., 2008: *Encyclopedia of Ecology*, 1. ed., Elsevier B. V., Amsterdam, 3834 pp, ISBN 978-0-080-45405-4.
- Knorr, M., Frey, S.D., Curtis, P.S., 2005: Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis, *Ecology* 86: 3252–3257.
- Kooch, Y., Jalilvand, H., 2008: Earthworms as Ecosystem Engineers and the Most Important Detritivors in Forest Soils, *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 11: 819-825.
- Kuzyakov, Y., 2002: Factors affecting rhizosphere priming effects, *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 165: 382- 396.
- Kuzyakov, Y., Friedel, J. K., Stahr, K., 2000: Review of mechanisms and quantification of priming effects, *Soil Biology & Biochemistry* 32: 1485-1498.
- Langor, D. W., Spence, J. R., 2006: Arthropods as ecological indicators of sustainability in Canadian forests, *The Forestry Chronicle* 82(3): 344-350.
- Lavelle, P., Spain, A. V., 2005: *Soil ecology*, Springer, Dordrecht, 654 pp, ISBN 1-40200490-7.
- Lening, H., Yirong, S., Xunyang, H., 2012: Response of soil organic carbon mineralization in typical Karst soils following the addition of <sup>14</sup>C-labeled rice straw and CaCO<sub>3</sub>, *Journal of the Science of food and Agriculture* 92: 1112-1118.
- Lin, Y., King, J. Y., 2014: Effects of UV Exposure and Litter Position on Decomposition in a California Grassland, *Ecosystems* 17: 158–168.
- MacDonald, G. M., Beilman, D. W., Kremenetski, K. V., Sheng, Y., Smith, L. C., Velichko, A., 2006: Rapid Early Development of Circumarctic Peatlands and Atmospheric CH<sub>4</sub> and CO<sub>2</sub> Variations, *Science* 314: 285-288.
- Manlay, R. J., Feller, C., Swift, M. J., 2007: Historical evolution of soil organic matter concepts

and their relationships with the fertility and sustainability of cropping systems, *Agriculture, Ecosystems & Environment* 119: 217–233.

McGuire, A. D., Anderson, L. G., Christensen, T. R., Dallimore, S., Guo, L., Hayes, D. J., 2009: Sensitivity of the carbon cycle in the Arctic to climate change. *Ecological Monography* 79: 523–555.

Nešporová, M., 2008: Validace a optimalizace postupu odběrů, transportu a úpravy vzorků půd pro mikrobiální analýzy, Diplomová práce, Př. F. Masarykova univerzita Brno, 80 pp.

Oulehle, F., Hruška, J., 2009: Lesy v globálním koloběhu uhlíku. *Vesmír* 88: 496–500.

Pace, N. R., 2006: Time for a change, *Nature* 441(7091): 289.

Paul, N. D., Jones, D., 2003: Ecological role of solar UV radiation: towards an integrated approach. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 48–55

Persson, H., 1980: Spatial distribution of fine-root growth, mortality and decomposition in a young Scots pine stand in Central Sweden, *Oikos* 34: 77–87.

Philpott, T. J., Prescott, C. E., Chapman, W. K., Grayston, S. J., 2014: Nitrogen translocation and accumulation by a cord-forming fungus (*Hypholoma fasciculare*) into simulated woody debris, *Forest Ecology and Management* 315: 121–128.

Ponge, J. F., 2003: Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity, *Soil Biology and Biochemistry* 35(7): 935–945.

Rodriguez, J., Dendooven, L., Alvarez, D., Conteras, S. M., 2014: Potential of earthworms to accelerate removal of organic contaminants from soil, *Applied Soil Ecology* 79: 10–25.

Roppola, K., Kuokkanen, T., Kujala, K., Kuokkanen, M., 2008: Utilization Potential of Peats – a Study on Peat Biodegradability Determined by Respirometric Method, *Water, Air, and Soil Pollution* 192: 59–66.

Rosypal, S., 2003: Nový přehled biologie, 1. vyd., Scientia, Praha, 797 str., ISBN 80-7183-268-5.

Seastedt, T. R., Crossley, Jr., D. A., 1984: The Influence of Arthropods on Ecosystems, *Bioscience* 34(3): 157–161.

Scheu, S., 1990: Changes in Microbial Nutrient Status During Secondary Succession and Its Modification by Earthworms. *Oecologia* 84:351–358.

Schimel J. P., Schaeffer S. M., 2012: Microbial control over carbon cycling in soil. *Frontiers in Microbiology* 3: 348.

Smith, L. C., Sheng, Y., MacDonald, G. M., 2007: A first pan-Arctic assessment of the influence of glaciation, permafrost, topography and peatlands on northern hemisphere lake distribution. *Permafrost Periglac* 18: 201–208.

Stenström, J., Svensson, K., Johannson, M., 2001: Reversible transition between active and dormant microbial states in soil, *FEMS Microbiology Ecology* 36: 93-104.

Šimek, M., Cooper, J. E., 2006: *Biogeochemical Cycles of Elements: An Introduction to Behaviour of the Main Mineral Nutrients of Plants and Microorganisms*, 2. Vyd, University of South Bohemia, Faculty of Biological Sciences, 97 str., ISBN 80-7040-806-5

Tarnocai, C., Canadell, J.G., Schuur, E. A. G., Kuhry, P., Mazhitova, G., Zimov, S., 2009: Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region. *Global Biogeochemical Cycles*, 23: [GB2023].

Thompson, R. M., Townsend, C. R., Craw, D., Frew, R., Riley, R., 2001: (Further) links from rocks to plants, *Trends in Ecology and Evolution* 16(10): 543.

Tomášek, M., 2000: *Půdy České republiky*, Český geologický ústav, Praha, 68 str., ISBN 80-7075-403-6.

Vossbrinck, C. R., Coleman, D. C. and Woolley, T. A., 1979: Abiotic and biotic factors in litter decomposition in a semiarid grassland., *Ecology* 60: 265–271.

Wardle, D. A., Yeates, G.W., Nicholson, K.S., Bonner, K.I., Watson, R.N., 1999: Response of soil microbial biomass dynamics, activity and plant litter decomposition to agricultural intensification over a seven-year period, *Soil Biology and Biochemistry* 31: 170-1720.

Wetterstedt, M., 2010: *Decomposition of Soil Organic Matter: Experimental and Modelling Studies of the Importance of Temperature and Duality*, Doctoral Thesis Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.

Whitworth, K. L., Baldwin, D. S., Kerr, J. L., 2014: The effect of temperature on leaching and subsequent decomposition of dissolved carbon from inundated floodplain litter: implications for the generation of hypoxic blackwater in lowland floodplain rivers, *Chemistry and Ecology* 30: 491-500.

Wood, H. B., James, S. W., 1993: *Native and Introduced Earthworms from Selected Chaparral, Woodland, and Riparian Zones in Southern California*, USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-142.

Zbíral, J., Honsa, I., et al., 2010: *Analýza půd I., Jednotné pracovní postupy*, Ústřední a zkušební ústav zemědělský, Brno, 290 pp, ISBN: 978-80-7401-031-6.

Zak, D. R., Pregitzer, K. S., Curtis, P. S., Holmes, W. E., 2000: Atmospheric CO<sub>2</sub> and the Composition and Function of Soil Microbial Communities, *Ecological Applications* 10(1): 47-59.

Zhang, D., Dafeng, H., Yiqi, L., Zhou, G., 2008: Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* 1: 85-93.